# ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

VOLUME 20
1970

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, PARIS-7e

# ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

VOLUME 20 1970 NUMÉRO 1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, PARIS-7e

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (1), 5-26.

# ÉVOLUTION DE LA VIGUEUR DES VARIÉTÉS SYNTHÉTIQUES DIPLOÏDES AU COURS DES GÉNÉRATIONS DE MULTIPLICATION

## II. — Avec déviations par rapport a la panmixie [1]

A. GALLAIS

*Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86 - Lusignan*
*Institut national de la Recherche agronomique*

RÉSUMÉ

Dans cette étude, nous envisageons l'influence sur la vigueur d'une variété synthétique des déviations du régime naturel de reproduction par rapport à la panmixie. Les déviations étudiées sont de trois types : répartition non uniforme du pollen, contraintes dans l'union des gamètes, sélection zygotique. Les contraintes envisagées au niveau de l'union des gamètes sont dues à l'origine du pollen indépendamment de sa structure génétique.

## INTRODUCTION

Une variété synthétique a déjà été définie (Clavier, 1964) comme une population artificielle résultant de la multiplication sexuée pendant un nombre déterminé de générations, de la descendance du croisement naturel ou *polycross* d'un nombre limité de constituants (clones, familles), choisis tant pour leurs caractéristiques agronomiques que pour leur valeur en combinaison hybride. Ce type de variétés s'impose chez les plantes allogames où le contrôle de l'hybridation n'est pas *actuellement* possible à grande échelle pour produire des variétés hybrides utilisant au maximum le phénomène d'hétérosis.

Aussi, pour l'application d'une méthode rationnelle de création d'une variété synthétique apportant le plus grand progrès génétique possible, il importe de connaître les facteurs de la vigueur de la variété synthétique et de son évolution au cours

[1] Cette étude théorique de la vigueur des variétés synthétiques fait partie du programme du groupe de travail sur les Plantes fourragères, Section Génétique quantitative.

des générations de multiplication (GALLAIS, 1967). Cette connaissance guidera le choix des constituants en ce qui concerne leur nombre, leur niveau de consanguinité, leur méthode de sélection, et permettra de situer la génération de commercialisation.

L'influence du nombre de constituants et de leur niveau de consanguinité a déjà été étudiée, d'un point de vue théorique, pour les variétés synthétiques d'espèces allogames diploïdes et tétraploïdes (GALLAIS, 1967 *b*, 1968) dans le cas de panmixie. Mais ce régime de reproduction parfaitement au hasard suppose quatre conditions essentielles :

(*a*) la répartition au hasard des gamètes,

(*b*) l'absence de sélection gamétique,

(*c*) l'union au hasard des gamètes : les deux précédentes conditions sont nécessaires, mais non suffisantes pour entraîner cette union au hasard,

(*d*) l'absence de sélection zygotique.

Dans la nature, au cours des générations de multiplication de la variété synthétique, les déviations du régime de reproduction par rapport à la panmixie doivent donc être assez fréquentes. Nous envisagerons seulement trois types de déviations simples.

### 1. *Répartition non uniforme des gamètes*

Chez les plantes allogames il n'y a pas accouplement comme chez les animaux ; l'individu femelle ne se déplace pas, la répartition des ovules se fait au moment du semis. Nous supposerons que cette répartition se fait au hasard. Mais, pour qu'il y ait panmixie, il faut de plus, qu'un gamète mâle issu d'un génotype particulier puisse rencontrer avec la même probabilité un génotype quelconque de la population, y compris celui qui lui a donné naissance : la répartition du pollen doit être uniforme. Or le transport du pollen se fait soit par le vent, soit par les insectes. Dans les deux cas, la distribution du pollen sera fonction de la distance et de plus, il peut y avoir un transport dirigé du pollen, soit par les vents dominants, soit par certains insectes pollinisateurs sensibles aux couleurs de fleurs.

### 2. *Contraintes dans l'union des gamètes*

Même avec une répartition au hasard du pollen, il peut exister des contraintes dans l'union des gamètes, sans élimination de la reproduction de certains types de gamètes (absence de sélection gamétique). Ces contraintes peuvent avoir deux causes : *l'origine* et /ou la *structure* des gamètes. Elles sont une généralisation au niveau des gamètes, de la notion de contrainte développée par GILLOIS (1967), CROISÉ-POURCELET (1968) et JACQUARD (1968) au niveau des gènes.

Nous n'envisagerons pas l'effet d'une contrainte due aux gènes portés par les gamètes ; ce phénomène n'a pas encore été mis en évidence : avec la situation des allèles d'autoincompatibilité, envisagée par LENOBLE (1967), il y a bien contrainte dans l'union des gamètes, due aux gènes portés par le grain de pollen, mais cette contrainte s'accompagne d'une sélection.

Nous limiterons notre étude à l'influence des contraintes dues à l'origine des gamètes, en l'absence de sélection gamétique. Des mécanismes peuvent favoriser, sur un stigmate d'une plante, le pollen étranger ou *allopollen* par rapport au pollen propre

de cette plante ou *autopollen*. Chez les plantes fourragères, DEMARLY (1955) sur Luzerne et NIQUEUX (1967) sur Fétuque élevée ont mis en évidence une telle situation. Inversement, il peut exister des espèces chez lesquelles c'est l'autopollen qui est favorisé par rapport à l'allopollen.

### 3. *Sélection zygotique*

Une élimination sélective des génotypes peut se produire à diverses étapes de leur vie. En particulier les conditions de peuplement très dense des cultures porte-graines des générations de multiplication de la variété synthétique peuvent provoquer l'élimination de certains génotypes selon les gènes qu'ils portent ou diminuer leur participation à la génération suivante.

Le but de cette étude est de voir comment la vigueur des variétés synthétiques peut être affectée par certains paramètres de déviations du régime naturel de reproduction par rapport à la panmixie parfaite. Il s'agit de l'*étude de l'influence d'un système de reproduction* sur le niveau de la vigueur de la variété synthétique une fois les constituants sélectionnés.

Les hypothèses fondamentales pour l'expression théorique de la vigueur sont les mêmes que dans une étude précédente ; elles ont déjà été discutées (GALLAIS, 1967 *b*, 1968) :

1. Les constituants sont issus sans sélection d'une même population en équilibre. L'origine commune et l'absence de sélection sont admises pour exprimer la vigueur en fonction des valeurs attendues de paramètres génétiques caractérisant la population de départ, à l'état d'équilibre. Cette population de départ peut d'ailleurs fort bien n'avoir qu'une existence théorique. Les conclusions sur le *sens d'évolution* seraient les mêmes quels que soient l'origine des constituants et leur degré de sélection.

2. Les effets génétiques peuvent être quelconques dans le génome en ce qui concerne la dominance et l'épistasie ; mais nous considérerons que *les interactions entre allèles identiques ont un effet défavorable sur la vigueur*, c'est-à-dire qu'il y a *hétérosis*. Le modèle génétique employé ne fait pas d'hypothèse sur le nombre d'allèles et leur fréquence. Pour simplifier le raisonnement, le linkage et l'épistasie seront supposés absents, leur influence sera envisagée dans une prochaine étude.

## I. — INFLUENCE D'UNE RÉPARTITION NON UNIFORME DU POLLEN

La panmixie, chez les plantes allogames, suppose d'abord une répartition au hasard du pollen, puis l'absence de sélection et de toute autre contrainte au niveau des gamètes mâles ainsi répartis. Dans ce paragraphe, nous envisagerons l'effet d'une répartition non uniforme du pollen, en l'absence de mécanismes favorisant l'autopollen ou l'allopollen. Seul le cas *des plantes anémophiles* est envisagé et nous supposerons une *répartition régulière des plantes*, c'est-à-dire une densité uniforme dans toutes les directions sur le terrain.

Des études de BATEMAN (1947-1950) montrent que, dans le cas de *plantes anémophiles*, la probabilité de trouver du pollen d'une source déterminée, diminue très rapidement, de façon exponentielle avec la distance à cette source. NIQUEUX (1967)

en apporte un exemple sur *Festuca arundinacea*. Si ce phénomène est général, dès que la taille du champ de multiplication d'une variété synthétique sera plus grande que l'aire de dispersion du pollen d'un génotype déterminé, il n'y aura plus pollinisation au hasard ; par contre, au niveau de *l'isolement de départ*, avec un nombre limité de constituants, la pollinisation pourra se rapprocher d'une répartition uniforme.

Dans le champ de multiplication, le transport du pollen peut être influencé fortement par les vents dominants au moment de la pollinisation. La loi de répartition du pollen sera alors fortement asymétrique, seules les plantes « sous le vent » ayant une certaine chance de recevoir du pollen d'une source déterminée située en amont. Pour simplifier supposons une répartition symétrique, *isotrope*, selon une loi normale à deux dimensions, de densité :

$$f(x, y) = \frac{1}{2\pi\sigma^2} e^{-\frac{(x^2+y^2)}{2\sigma^2}}$$

$f(x, y)$ représente la probabilité d'avoir sur le stigmate d'une plante donnée, considérée comme origine des axes $x$ et $y$, du pollen d'une autre plante de la même population située à une distance : $d^2 = \sqrt{x^2 + y^2}$,

$\sigma^2$ est la *variance* selon une dimension de cette répartition symétrique.

Cette équation n'est donnée que pour illustrer le problème ; en fait, toute répartition non uniforme, indépendante du génotype, conduirait aux mêmes conclusions.

La probabilité d'avoir de *l'autopollen* sur un stigmate particulier est alors obtenue pour $x = y = 0$, soit :

$$a = \frac{1}{2\pi\sigma^2}$$

Dans le cas où il n'y a pas de sélection gamétique sur le stigmate et dans le style, cette probabilité correspondra aussi à la *probabilité d'autofécondation* ; cette probabilité est *inversement proportionnelle* à l'étendue de la dispersion. Ce résultat est généralisable à toute loi de répartition non uniforme. En panmixie, avec effectif illimité, la probabilité d'autofécondation serait nulle.

A chaque génération de multiplication, ce processus se répète. Il peut y avoir reproduction entre apparentés, ce qui aurait pour résultat d'augmenter la consanguinité. Mais, avec panmixie, à partir de la seconde génération de multiplication, la probabilité de *reproduction entre apparentés* par un ancêtre commun dans la première génération, a une *probabilité infiniment petite* si l'effectif de cette première génération peut être considéré comme illimité. Ceci reste vrai dans le cas d'une répartition non uniforme du pollen dans la mesure où, à une génération, l'étendue de la dispersion est faible par rapport à la surface potentielle couverte par la génération suivante. Il est en effet permis de supposer que la récolte et la redistribution des graines sur le terrain assure une *répartition au hasard des zygotes*.

Ainsi, avec une loi de répartition non uniforme du pollen, la multiplication d'une population est *un système de reproduction en consanguinité*, avec un taux d'autofécondation à chaque génération, système qui sera étudié dans le paragraphe suivant. Dans une variété synthétique, à la consanguinité due au nombre limité de constituants s'ajoute, en l'absence de mécanismes favorisant l'autopollen ou l'allopollen, une consanguinité due à une répartition non uniforme du pollen.

La loi de répartition du pollen est donc non seulement intéressante à connaître pour déterminer les *conditions d'isolement*, mais aussi pour ses effets sur la *structure*

*de la variété synthétique*, et donc sur *sa vigueur*, surtout dans la mesure où le phénomène d'hétérosis est important.

## II. — INFLUENCE D'UNE CONTRAINTE D'ORIGINE DANS L'UNION DES GAMÈTES

Une répartition non uniforme du pollen peut déjà être considérée comme une contrainte dans l'union des gamètes. Mais nous distinguons cette contrainte qui se situe au niveau de la pollinisation, des contraintes qui peuvent affecter l'union des gamètes selon leur origine *indépendamment de leur structure génétique*.

Considérons alors ce qui peut être observé dans la descendance du croisement naturel d'un nombre limité ($k$) d'individus, avec une répartition uniforme du pollen ; trois situations peuvent être observées :

1° la fréquence des autofécondations est égale à $1/k$, fréquence attendue dans le cas de panmixie ;

2° la fréquence des autofécondations est supérieure à $1/k$ ;

3° la fréquence des autofécondations est inférieure à $1/k$.

Le premier cas correspond à une association au hasard des gamètes : le terme *pangamie* a quelquefois été utilisé pour cette situation. Dans le deuxième cas, il y a eu union préférentielle entre les gamètes issus d'un même individu ; le pollen propre de la plante ou *autopollen* a été favorisé : il s'agit d'une tendance à l'*autogamie*. Enfin, avec le troisième cas c'est le pollen étranger ou *allopollen* qui a été favorisé. Une telle contrainte a été étudiée ou remarquée par différents chercheurs (Demarly, 1955 ; Guy, 1969, Niqueux, 1967) chez les plantes fourragères pérennes allogames.

La mise en évidence de la dernière situation nécessite évidemment un nombre limité de plantes. Si l'étude était faite sur un grand nombre d'individus, *avec panmixie*, la fréquence attendue des autofécondations serait infiniment petite et un mécanisme d'union préférentielle entre gamètes d'origines différentes ne changerait rien à ce résultat. Par contre, la deuxième situation pourra être aussi mise en évidence sur des populations d'effectif très grand : on parle alors dans ce cas de *taux d'autogamie* ou de *taux d'allogamie*, l'un et l'autre étant complémentaires.

Mais, avec un nombre limité d'individus, le *taux d'autofécondation* peut être la résultante de deux mécanismes : union au hasard et union préférentielle de gamètes de même origine. De même, le *taux de croisement* peut être la résultante de deux mécanismes : union au hasard et union préférentielle de gamètes d'origines différentes. Pour éviter toute confusion, il serait donc important d'introduire une nouvelle terminologie. Dans l'immédiat nous parlerons soit d'*autofécondation préférentielle* lorsque l'autopollen est favorisé, soit de *croisement préférentiel* lorsque l'allopollen est favorisé. Ainsi définies, ces deux situations ne sont pas complémentaires l'une de l'autre ; elles s'excluent mutuellement au niveau d'une plante donnée, mais peuvent cœxister au niveau d'un ensemble d'individus.

Nous envisagerons d'abord l'influence de ces deux mécanismes sur la vigueur de la variété synthétique avec une répartition uniforme du pollen, puis avec une répartition non uniforme.

## A. — Contraintes dans l'union des gamètes avec une répartition uniforme du pollen

### 1. *Influence d'un taux d'autofécondation préférentielle*

Le taux d'autofécondation préférentielle $s$, défini par rapport à la panmixie sera considéré comme une constante au cours des générations de multiplication et égale pour tous les génotypes en présence, $(1 - s)$ représente alors la probabilité de multiplication en panmixie.

a) *Expression de la vigueur moyenne à la première génération de multiplication.*

Soient $P_1$, $P_2$,..., $P_r$, $P_s$,..., $P_k$ les constituants de l'isolement de départ de la variété synthétique. Si $E(\pi_{rs})$ représente la valeur attendue du croisement $P_r \times P_s$ et $E(\pi_{rr})$ la valeur attendue des autofécondations $P_r \times P_r$, la moyenne de la première génération de multiplication a pour expression :

$$\mu(Syn_1) = E(\pi_{rs}) + \left(\frac{1 - s}{k} + s\right)[E(\pi_{rr}) - E(\pi_{rs})]$$

Or, d'après le modèle de décomposition de la valeur génotypique déjà utilisé (Gallais 1967) :

$$E(\pi_{rs}) = \mu$$

représente la moyenne de la population panmictique d'où sont issus les parents ; et, en l'absence d'épistasie :

$$E(\pi_{rr}) = \mu + \frac{1 + F}{2} D_0$$

représente la moyenne d'une population consanguine caractérisée par son coefficient de consanguinité $\frac{1 + F}{2}$, F étant le coefficient de consanguinité des parents et $D_0 = E(\beta_{ii})$, la valeur moyenne des interactions entre deux allèles identiques.

d'où $$\mu(Syn_1) = \mu + \left(\frac{1 - s}{k} + s\right)\frac{1 + F}{2} D_0$$

Avec épistasie sans linkage et pour simplifier en ne considérant que les relations entre 2 loci, l'expression de la vigueur de la variété synthétique à la première génération de multiplication sera :

$$\mu(Syn_1) = \mu + \left(\frac{1 - s}{k} + s\right)\frac{(1 + F)}{2} D_0 + \left(\frac{1 - s}{k} + s\right)\frac{(1 + F)^2}{4} D_1$$

$D_1$ représente la moyenne des interactions dominance x dominance entre tous les couples de loci, comme elle a été définie par Kempthorne (1957).

*Remarque.*

F représente le coefficient de consanguinité des parents ; il est la résultante, d'une part, de la consanguinité de la population de départ due à l'autofécondation préférentielle et, d'autre part, du système de reproduction en consanguinité.

Si la population de départ était en équilibre, son coefficient de consanguinité était tel que :

$$F_0 = s \frac{1 + F_0}{2}$$

soit

$$F_0 = \frac{s}{2 - s}$$

Si le système de reproduction utilisé est l'autofécondation, l'expression du coefficient de consanguinité des parents est :

$$F = 1 - (1 - F_0)(1/2)^r$$

$r$ est le nombre de cycles d'autofécondation.

Il en résulte que le coefficient de consanguinité des constituants n'est pas indépendant du taux d'autofécondation préférentielle ; F est donc tel que : $\frac{s}{2-s} \leqslant F \leqslant 1$.

b) *Passage aux générations suivantes.*

Le nombre d'individus obtenus dès la première génération de multiplication sera considéré suffisamment grand pour éviter toute *dérive génétique*, c'est-à-dire perte d'allèles. En fait, une étude analogue à celles de NITZCHE (1963) et de GUY (1968) montre que la probabilité de maintien d'un allèle à une fréquence voisine de $\pm$ 0,05 de sa fréquence théorique est très forte (> 0,95) dès que le nombre de plantes retenues par constituant est de l'ordre de 400. En pratique, avec des plantes telles que les graminées et les légumineuses fourragères pérennes ces conditions sont toujours satisfaites. Pour les autres générations, caractérisées par un grand nombre d'individus, les risques de dérive sont très faibles. A une génération quelconque ($n$), en l'absence de sélection, la moyenne de toutes les variétés synthétiques possibles avec la population de départ, a pour expression, en se limitant à l'épistasie de premier ordre :

$$\mu_{(Syn_n)} = \mu + F_n \; D_0 + F_{11_n} D_1$$

$F_n$ coefficient de consanguinité attendu de la variété synthétique.
$F_{11_n}$ probabilité d'avoir deux gènes identiques à chacun des deux loci ou coefficient de consanguinité généralisé à deux loci (SHIKATA 1965).

En l'absence d'épistasie, l'expression théorique de la vigueur se réduit évidemment à :

$$\mu_{(Syn_n)} = \mu + F_n \; D_0$$

Les effets génétiques étant fixés, l'étude de l'évolution de la vigueur peut se faire à travers l'étude de l'évolution du coefficient de consanguinité $F_n$ et du coefficient de consanguinité généralisé $F_{11_n}$. L'étude du coefficient $F_{11_n}$ est assez complexe ; même dans le cas de panmixie parfaite, avec épistasie, l'équilibre n'est atteint que de façon asymptotique (calculs non publiés). Nous nous limiterons ici à l'étude du coefficient de consanguinité $F_n$ :

$$F_n = \frac{1 + F}{2k} (1 - s) + s \frac{1 + F_{n-1}}{2}$$

$$F_n = \left(\frac{s}{2}\right)^n (F - F_e) + F_e$$

avec

$$F_e = \frac{2(1 - s)}{2 - s} \frac{1 + F}{2k} + \frac{s}{2 - s}$$

En l'absence d'épistasie la vigueur sera en liaison linéaire stricte avec $F_n$ ou avec $(1 - F_n)$ (GALLAIS, 1967). L'évolution de $(1 - F_n)$ permet donc de représenter l'évolution de la vigueur de la variété synthétique (fig. 1).

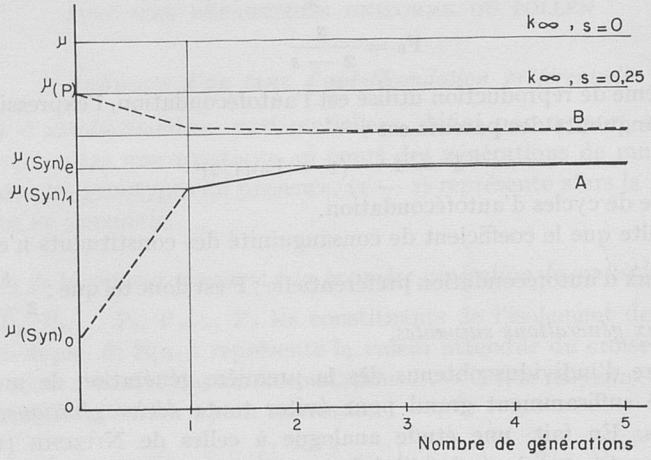



FIG. 1. — *Évolution de la vigueur avec un taux d'autofécondation préférentielle*
$\mu_{(P)}$ : moyenne de la population à l'équilibre dont sont issus les $k$ constituants

A : $F = 0{,}80 \qquad k = 4 \qquad s = 0{,}25$

B : $F = \frac{s}{2 - s}, \quad k = 4 \qquad s = 0{,}25$

c) *Discussion.*

*Sens d'évolution et vitesse d'évolution.*

En supposant que les interactions entre allèles identiques ont en moyenne un effet défavorable $E(\beta_{ii}) < 0$, le sens d'évolution de la vigueur est alors déterminé par le signe de :

$$F - F_e = F - \frac{1}{2 - s}\left[(1 - s)\frac{1 + F}{k} + s\right]$$

si $F > F_e$ il y aura diminution de vigueur
$F < F_e$ il y aura augmentation de vigueur

A $k$ et $s$ fixés il est donc possible de définir des valeurs critiques de F, et à F et $s$ fixés des valeurs critiques de $k$ soit :

$$F_c = \frac{s\,k + (1 - s)}{(2 - s)\,k - (1 - s)}$$

$$k_c = \frac{(1 - s)\,F + (1 - s)}{(2 - s)\,F - s}$$

La vigueur augmentera :

si à $k$ et $s$ fixés, $\quad F > F_c \qquad (1)$

si à F et $s$ fixés, $\quad k > k_c \qquad (2)$

Le tableau 1 donne des valeurs critiques pour trois valeurs de $s$ : 0,1/4, 1/2.

Ce tableau n'a de sens que pour $F \geqslant \frac{s}{2 - s}$ ; cette condition est immédiatement

remplie dès que les constituants issus de la population en l'équilibre où $F_0 = \frac{s}{2 - s}$, subissent un système de reproduction en consanguinité (autofécondation, croisement frère et sœur, etc.). Il faut toutefois remarquer que les constituants peuvent être plus hétérozygotes que la population s'ils résultent d'hybridation. Dans ce cas, la vigueur ne pourra que diminuer.

TABLEAU I

*Valeurs critiques de k et de F pour trois valeurs du taux d'autofécondation préférentielle*

| F | $k_c$ | | | $k$ | $F_c$ | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $s = 0$ | $s = 1/4$ | $s = 1/2$ | | $s = 0$ | $s = 1/4$ | $s = 1/2$ |
| 0 | (*) | (*) | (*) | 2 | 0,33 | 0,45 | 0,60 |
| 0,20 | 3 | 9 | (*) | 3 | 0,20 | 0,33 | 0,50 |
| 0,40 | 1 | 2 | 7 | 4 | 0,14 | 0,28 | 0,45 |
| 0,60 | 1 | 1 | 2 | 5 | 0,11 | 0,25 | 0,42 |
| 0,80 | 1 | 1 | 1 | 6 | 0,09 | 0,23 | 0,41 |
| 1 | 1 | 1 | 1 | 7 | 0,07 | 0,21 | 0,40 |

* *Situation impossible.*

Ce cas étant mis à part, avec un coefficient de consanguinité donné, pour ne pas perdre en vigueur, il faudra augmenter d'autant plus le nombre de constituants que le taux d'autofécondation préférentielle sera fort. Le nombre de constituants étant donné, la situation d'augmentation de vigueur au cours des générations de multiplication sera réalisée si le coefficient de consanguinité des parents est suffisamment élevé ($F > F_c$).

Avec F et $k$ variables il y aura augmentation de vigueur si :

$$\frac{2k\,F - (1 + F)}{k(1 + F) - (1 + F)} < s$$

et diminution dans le cas contraire.

En ce qui concerne *la vitesse d'évolution vers l'équilibre,* l'expression de $F_n$ montre qu'elle sera d'autant plus grande que $s$ sera faible et vice-versa. Pour $s < 50$ p. 100 l'équilibre sera pratiquement atteint en 2 générations de multiplication. Avec un taux d'autofécondation préférentielle élevé, le progrès vers l'équilibre sera très lent, ce niveau d'équilibre étant alors très faible (fig. 2).

*Niveau d'équilibre.*

En l'absence d'épistasie, l'écart entre la moyenne de la variété synthétique à l'équilibre et la moyenne de la population panmictique a pour expression :

$$\mu_{(Syn_e)} - \mu = \left[\frac{2(1 - s)}{2 - s}\left(\frac{1 + F}{2k}\right) + \frac{s}{2 - s}\right] D_0$$

Cet écart se décompose en fait en 2 parties : l'une relative à la différence entre la moyenne de la population de départ $\mu_{(P)}$ et la moyenne de la population panmictique, $(\mu_{(P)} - \mu)$, l'autre relative à la différence $\mu_{(Syn_e)} - \mu_{(P)}$. Ces deux différences à F, $k$ et $s$ fixés sont proportionnelles aux effets de dominance, moyenne des interactions entre allèles identiques. Nous supposerons les effets des gènes fixés par le choix de la population. La première différence est alors directement fonction du taux d'auto-

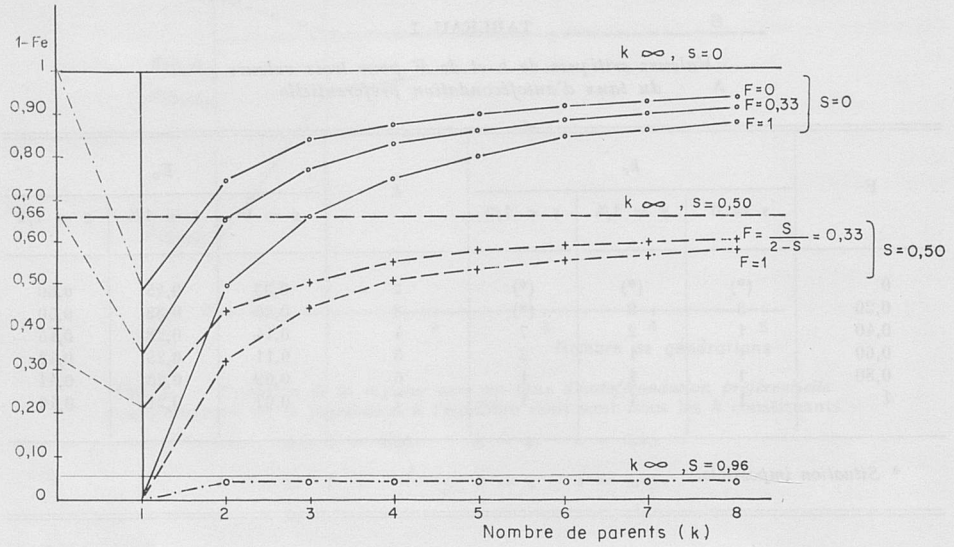



FIG. 2. — *Influence du nombre de parents k, sur le niveau de* $(1 - F_e)$ *selon les valeurs de F et de s*

$F_e$ : coefficient de consanguinité à l'équilibre.
F : coefficient de consanguinité des constituants.
$s$ : taux d'autofécondation préférentielle.

fécondation préférentielle $s$ ; ce taux étant fixé, la deuxième différence ne dépend que de $\frac{1 + F}{2k}$ ; mais le coefficient de cette expression est inférieur à l'unité, l'effet global de F et de $k$ à $s$ donné est donc plus faible que dans le cas de panmixie. La figure 2 montre que, avec un nombre de parents $k$ donné, le taux d'autofécondation préférentielle en passant de 0 à 1 tend à diminuer l'importance de l'écart dû à la consanguinité des parents. L'effet défavorable d'un taux d'autofécondation préférentielle assez élevé reste très important quelles que soient les valeurs de F et $k$ comme le montre l'étude de l'expression générale de l'écart global $\mu_{(SYN)e} - \mu)$ :

$$\mu_{(Syn_e)} - \mu = \left[\frac{(1 - s)\ (1 + F) + sk}{(2 - s)k}\right] D_0$$

Lorsque $s$ varie de 0 à 1, $F_e$ varie de $\frac{1 + F}{2k}$ à 1 ; dans le cas général, ce coefficient augmente avec $s$.

*Remarque.*

Le niveau d'équilibre dépend surtout de l'importance du taux d'autofécondation préférentielle $s$. Théoriquement ce taux peut varier de 0 à 100 p. 100 ; entre les

espèces allogames strictes et les espèces autogames strictes, des espèces intermédiaires sont bien connues (Colza, Féverole). Chez ces espèces, de même que chez les autogames plus strictes, l'état homozygote est en général moins désavantagé par rapport à l'état hétérozygote que chez les espèces allogames « strictes » (Maïs). Dans ces cas il n'est pas justifié de relier la vigueur à l'hétérozygotie. L'interprétation de l'expression théorique de la vigueur que nous avons faite en supposant $E(\beta_{ii}) < 0$, n'est pas valable pour ces situations.

### 2. *Influence d'un taux de croisement préférentiel*

Par analogie avec la situation d'autofécondation préférentielle, le taux de *croisement préférentiel* ($t$) par rapport à la panmixie sera aussi considéré comme une constante au cours des générations de multiplication et égale pour tous les génotypes en présence. ($1 - t$) représente alors la probabilité de multiplication en panmixie.

a) *Moyenne à la première génération de multiplication.*

La moyenne de la première génération de multiplication a pour expression :

$$\mu_{(Syn_1)} = E(\pi_{rs}) + \frac{1-t}{k}[E(\pi_r) - E(\pi_{rs})]$$

soit, d'après ce qui précède, en l'absence d'épistasie :

$$\mu_{(Syn_1)} = \mu + \frac{1-t}{k}\frac{1+F}{2} D_0$$

Le paramètre $t$ peut théoriquement prendre toutes les valeurs de 0 à 1. Si $t = 1$, c'est le cas d'une hybridation ; la première génération de la variété synthétique est alors constituée par un mélange d'hybrides simples, l'hétérosis sera maximum. Pour le cas général, il est déjà possible de prévoir que la vigueur sera maximum à la première génération de multiplication.

b) *Passage aux générations suivantes.*

Si nous supposons comme précédemment que dès la première génération de multiplication le nombre d'individus retenus par constituant est très grand, la probabilité d'autofécondation panmictique est nulle ou infiniment petite ; aussi à la deuxième génération, la vigueur de la variété synthétique atteindra la valeur d'équilibre $\mu_{(Syn_e)}$ d'une variété synthétique où la panmixie aurait été parfaite dès la première génération de multiplication. Donc :

$$\mu_{(Syn_2)} = \mu_{(Syn_n)} = \mu + \frac{1+F}{2k} D_0$$

$$n > 1$$

c) *Discussion.*

*Sens d'évolution et vitesse d'évolution.*

La représentation graphique de l'évolution est particulièrement simple : il ne peut y avoir que diminution de vigueur en passant de la première génération de multiplication à la seconde (fig. 3). Si $t = 0$ l'équilibre est atteint dès la première génération de multiplication, c'est la situation de panmixie.

L'évolution de la génération de départ à la première multiplication dépend du nombre de constituants ($k$), de leur coefficient de consanguinité F, et du taux de croisement préférentiel $t$.

Si $\mu_{(Syn_0)} < \mu_{(Syn_1)}$

il y aura augmentation de vigueur. Il en résulte les valeurs critiques de F à $k$ et $t$ fixés, et de $k$ à F et $t$ fixés :

$$k_c = (1 - t)\frac{1 + F}{2F}$$

$$F_c = \frac{1 - t}{2k - (1 - t)}$$

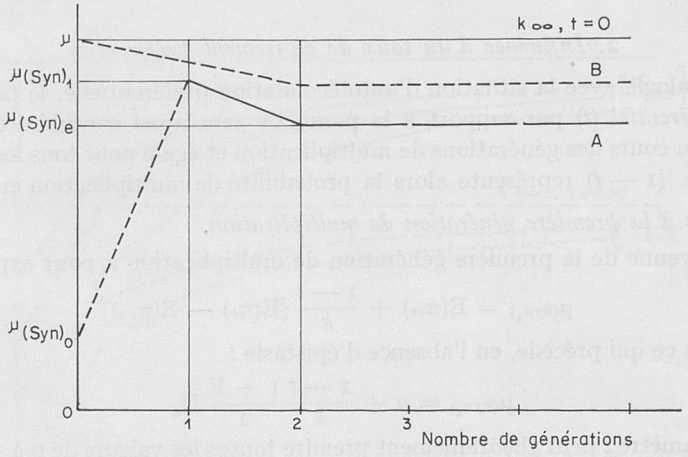



FIG. 3. — *Évolution de la vigueur avec un taux de croisement préférentiel*

A : F = 0,80 $k$ = 4 $t$ = 0,50
B : F = 0 $k$ = 4 $t$ = 0,50

Il y aura augmentation de vigueur en passant de la population consanguine de départ, à la première génération de multiplication de la variété synthétique :

si à F et $t$ donnés $k > k_c$
si à $k$ et $t$ donnés $F > F_c$

Dès que $t$ est élevé ($> 1/4$) les situations où la vigueur est susceptible de diminuer en passant à la première génération de multiplication deviennent très rares (tabl. 2).

TABLEAU 2

*Valeurs critiques de k à F donné et de F à k donné pour différentes valeurs du taux de croisement préférentiel (t)*

| F | $k_c$ | | | $k$ | $F_c$ | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $t = 0$ | $t = 1/4$ | $t = 1/2$ | | $t = 0$ | $t = 0,25$ | $t = 0,50$ |
| 0 | | | | 2 | 0,33 | 0,23 | 0,14 |
| 0,20 | 3 | 2 | 1 | 3 | 0,20 | 0,14 | 0,09 |
| 0,40 | 1 | 1 | 1 | 4 | 0,14 | 0,10 | 0,06 |
| 0,60 | 1 | 1 | 1 | 5 | 0,11 | 0,08 | 0,05 |
| 0,80 | 1 | 1 | 1 | 6 | 0,09 | 0,06 | 0,04 |
| 1 | 1 | 1 | 1 | 7 | 0,07 | 0,05 | 0,03 |

*Niveau d'équilibre.*

Le niveau d'équilibre est identique à celui qui serait atteint en panmixie parfaite dès la première génération de multiplication ; l'influence du nombre de constituants et de leur coefficient de consanguinité est donc la même.

Le point le plus important à discuter dans la situation de croisement préférentiel est *la perte de vigueur de la première génération de multiplication à la deuxième* :

$$\mu_{(\mathrm{Syn}_1)} - \mu_{(\mathrm{Syn}_2)} = -\frac{1 + \mathrm{F}}{2k}\, t\, \mathrm{D}_0$$

Si les paramètres F, $k$ et $t$ sont donnés, cette différence dépend des relations entre gènes et sera donc d'autant plus forte que les interactions entre gènes identiques seront défavorables. Ces relations étant fixées par la nature du matériel, en supposant toujours un hétérosis positif, la perte de vigueur est proportionnelle à F et $t$ et inversement proportionnelle au nombre de parents. La chute de vigueur est évidemment maximum avec un taux de croisement préférentiel élevé ($t = 1$), puisque dans ce cas la première génération de multiplication équivaut à un mélange de $k$ hybrides simples.

### 3. *Effet d'un taux variable d'autofécondation préférentielle ou de croisement préférentiel*

Dans la descendance *d'un constituant de l'isolement de départ*, la fréquence des autofécondations peut être celle attendue sur la base de la panmixie ou être inférieure ou supérieure à celle-ci. A un constituant $P_i$, nous pouvons donc affecter soit un coefficient $s_i$, soit un coefficient $t_i$.

Si chacun des constituants a un taux d'autofécondation préférentielle $s_i$, la fréquence des autofécondations à la première génération de multiplication sera alors :

$$\mathrm{S} = 1/k + 1/k\,(1 - 1/k) \sum_{i=1}^{i=k} s_i$$

Si chacun des constituants a un taux de croisement préférentiel $t_i$, cette fréquence aura pour expression :

$$\mathrm{S} = 1/k - 1/k^2 \sum_{i=1}^{i=k} t_i$$

et dans les cas où un mélange des différentes situations est observé.

$$\mathrm{S} = 1/k + 1/k\,[(1 - 1/k) \sum_i s_i \delta_{i00} - 1/k \sum_i t_i \delta_{00i}]$$

où $\delta_{i00} = 1$ si le constituant a un taux $s_i$ d'autofécondation préférentielle
0 dans les autres cas

$\delta_{00i} = 1$ si le constituant a un taux $t_i$ de croisement préférentiel
0 dans les autres cas

Au niveau de la première génération de multiplication, il peut donc y avoir soit plus d'autofécondation qu'attendu sur la base de la panmixie, soit autant, même sans qu'il y ait panmixie, soit moins au cours des générations suivantes, il est difficile de prévoir l'évolution de la fréquence des autofécondations : il faudrait connaître les mécanismes génétiques en cause.

### B. — Contraintes dans l'union des gamètes avec une répartition non uniforme du pollen

Dans le premier paragraphe, nous avons montré comment, en l'absence de toute contrainte dans l'union des gamètes, une répartition non uniforme du pollen pouvait entraîner un taux ($a$) d'autofécondation non négligeable, même dans une population d'effectif illimité.

Il est maintenant possible de traiter du cas complexe et sans doute réel d'une répartition non uniforme du pollen avec contrainte d'origine dans l'union des gamètes répartis.

Si des processus favorisent l'autopollen indépendamment de sa structure génétique, avec la probabilité $s$ par rapport à une fécondation au hasard, la fréquence des autofécondations due à un cycle de reproduction sera, en supposant $s$ constant pour tous les génotypes :

$$\alpha = a(1 - s) + s$$

Si au contraire des mécanismes favorisent l'allopollen, avec la probabilité $t$ par rapport à une fécondation au hasard, le taux d'autofécondation sera, à chaque génération :

$$\alpha = a(1 - t)$$

Ce taux ne pourra être négligeable que si $t$ est très fort. Aussi, au niveau du champ de multiplication de la variété synthétique, bien que des mécanismes puissent favoriser l'autopollen ou l'allopollen, une répartition non uniforme du pollen ramène toujours à une situation d'autofécondation préférentielle. Après la première génération, le système de reproduction est caractérisé par un taux d'autofécondation préférentielle. Ce coefficient mesure bien l'excès d'autofécondation par rapport à la panmixie, puisque après la première génération de multiplication, l'effectif peut être considéré comme illimité.

Par contre, au niveau de *l'isolement de départ*, les deux types de contraintes envisagés peuvent subsister selon qu'il y a plus ou moins d'autofécondation qu'attendu sur la base de la panmixie. Pour l'étude de l'évolution de la vigueur de la variété synthétique, il faut donc distinguer deux phases :

— le passage de la génération de départ à la première génération de multiplication ;

— l'évolution de la vigueur à partir de la première génération de multiplication.

Le sens d'évolution de la vigueur dans ces deux phases de multiplication se déduit de l'étude précédente (§ II A). Nous ne préciserons ici que la situation dans laquelle il y a *répartition non uniforme du pollen* avec *croisement préférentiel*.

Dans ce cas, le taux d'autofécondation $\alpha_1$ au niveau de l'isolement de départ est :

$$\alpha_1 = a_1 (1 - t)$$

L'expression de ce taux d'autofécondation permet de comprendre pourquoi il apparaît un taux d'autofécondation plus élevé qu'attendu sur la base de la compétition pollinique seule, lorsque le nombre de constituants devient grand. En effet avec $k$ faible :

$$a_1 \simeq 1/k$$

le taux d'autofécondation sera très peu différent de ce qu'il aurait été avec une répartition uniforme du pollen. Par contre si le nombre de constituants devient grand, $a_1$ tend vers une constante qu'il est possible de déterminer si la loi de répartition du pollen est connue (§ 1). Avec un taux de croisement préférentiel $t$, constant pour tous les génotypes, le coefficient de consanguinité de la première génération de multiplication $F_{(Syn_1)}$ sera :

$$F_{(Syn_1)} = (1 - t)\frac{1 + F}{2k}$$

Au cours des générations de multiplication suivantes, à chaque génération, le taux d'autofécondation $\alpha_2$ sera tel que :

$$\alpha_2 = a_2(1 - t)$$

Les coefficients $a_2$ et $t$ seront supposés constants à chaque génération. Dans cette situation, il est alors possible d'après ce qui précède (p. 11) de donner une expression de coefficient de consanguinité de la variété synthétique à une génération quelconque :

$$F_{(Syn_n)} = \left(\frac{\alpha_2}{2}\right)^{n-1}[F_{(Syn_1)} - F_{(Syn_e)}] + F_{(Syn_e)}\ ,\ n \geqslant 1$$

avec
$$F_{(Syn_e)} = \frac{2(1 - \alpha_2)}{2 - \alpha_2}\frac{1 + F}{2k} + \frac{2}{2 - \alpha_2}$$

*La valeur d'équilibre sera atteinte de façon asymptotique.*

Le sens d'évolution de $F_{(SYN)n}$ dépend alors du signe de $F_{(Syn_1)} - F_{(Syn_e)}$ ; celui-ci peut être positif ou négatif selon les valeurs de F, $k$, $\alpha_2$ et $t$.

$F_{(Syn_1)} > F_{(Syn_e)}$ il y aura *augmentation de vigueur.*

$F_{(Syn_1)} < F_{(Syn_e)}$ il y aura *diminution de vigueur*

les valeurs critiques de F à $k$, $\alpha_2$ et $t$ donnés et de $k$ à F, $\alpha_2$ et $t$ donnés sont liées par la relation :

$$\frac{1 + F}{2k}\left[\frac{2(1 - \alpha_2)}{2 - \alpha_2} - (1 - t)\right] + \frac{2}{2 - \alpha_2} = 0$$

avec $t$ et $\alpha_2 \neq 0$

ce qui est possible si $t < \frac{2}{2 - \alpha_2}$

ou $a_2 > \frac{2t}{1 - t^2}$

Si le taux de croisement préférentiel est supérieur au coefficient de consanguinité dû à la répartition non uniforme du pollen dans une population illimitée, il y aura toujours diminution de vigueur de la variété synthétique à partir de la première génération de multiplication. Dans les autres cas il pourra y avoir augmentation ou diminution de vigueur.

## III. — INFLUENCE DE LA SÉLECTION NATURELLE AU NIVEAU DES ZYGOTES

L'élimination des zygotes peut être la manifestation de gènes létaux : ce phénomène se produira surtout au niveau des génotypes les plus consanguins. De même dans la mesure où la vigueur est liée au degré d'hétérozygotie, il risque de se produire au cours des générations de multiplication dans les conditions agronomiques d'une culture porte-graines une élimination des génotypes les plus consanguins. Cette sélection zygotique peut porter sur deux groupes d'individus, d'une part sur les individus issus d'autofécondation et d'autre part sur les individus les plus consanguins issus de croisements.

### A. — *Élimination des zygotes issus d'autofécondation*

Dans le cas général, la première génération de multiplication est constituée par deux sous-populations (sous-population des croisements $\pi_{rs}$ et sous-population des autofécondations $\pi_{rr}$), dans les proportions indiquées dans le tableau 3.

TABLEAU 3

*Fréquence des autofécondations et des croisements à la première génération de multiplication selon le mode de fécondation*

| Fécondation | Fréquence des autofécondations | Fréquence des croisements |
|---|---|---|
| Panmixie ..... | $1/k$ | $1 - 1/k$ |
| Autopollen favorisé ..... | $(1 - s)\ 1/k + s$ | $(1 - s)\ (1 - 1/k)$ |
| Allopollen favorisé..... | $(1 - t)\ 1/k$ | $(1 - t)\ (1 - 1/k) + t$ |

Dans le cas de panmixie et de croisement préférentiel, la proportion des autofécondations est inversement proportionnelle au nombre de constituants. Dans le cas d'autofécondation préférentielle, elle dépend surtout du coefficient $s$. Si la vigueur est fortement liée à l'hétérozygotie, le désavantage compétitif des autofécondations sera d'autant plus grand que les constituants utilisés seront plus consanguins : cela revient à mettre en compétition des lignées et des hybrides.

Ce type de sélection zygotique indépendant des gènes agit dans le même sens qu'un taux de croisement préférentiel. S'il y a eu panmixie, cette sélection fait alors passer à une situation apparente de croisement préférentiel. Dans le cas d'autofécondation préférentielle, la sélection peut aussi entraîner une situation apparente de croisement préférentiel.

Soit $c$ le coefficient d'élimination des autofécondations dans la situation où

l'autopollen est favorisé. L'ensemble d'individus participant à la deuxième génération de multiplication aura pour composition :

$$\text{Fréquence des autofécondations :} \quad (\pi_{rr}) = \frac{[(1 - s)\ 1/k + s]\ (1 - c)}{1 - c[(1 - s)\ 1/k + s]}$$

$$\text{Fréquence des croisements :} \quad (\pi_{rs}) = \frac{(1 - s)\ (1 - 1/k)}{1 - c\ [(1 - s)\ 1/k + s)}$$

Une solution n'est pas possible à donner dans le cas général. Pour la formation de la 2e génération de multiplication, il est plus important de savoir *à partir de quel seuil, le coefficient de sélection* élimine les autofécondations dues à l'avantage de l'autopollen.

Ceci se réalise si $c > \dfrac{s}{(1 - s)\ 1/k + s}$

Le tableau 4 montre les valeurs seuils de $c$ pour quelques valeurs de $s$ et $k$.

TABLEAU 4

*Valeurs-seuils du coefficient de compétition selon quelques valeurs de s et k pour passer d'une situation d'autofécondation préférentielle à une situation apparente de croisement préférentiel*

| $k \downarrow$ $s \rightarrow$ | 0,10 | 0,20 | 0,50 |
|---|---|---|---|
| 2 | 0,18 | 0,33 | 0,66 |
| 3 | 0,25 | 0,43 | 0,75 |
| 4 | 0,31 | 0,50 | 0,80 |
| 5 | 0,35 | 0,55 | 0,83 |
| 6 | 0,40 | 0,60 | 0,86 |
| 7 | 0,44 | 0,64 | 0,88 |
| 8 | 0,47 | 0,66 | 0,89 |

Le coefficient d'élimination des formes consanguines doit être d'autant plus fort que l'avantage de l'autopollen est fort et que le nombre de constituants est élevé.

L'effet des contraintes dans l'union des gamètes dues à leur origine peut alors être totalement masqué par une élimination préférentielle des génotypes issus d'autofécondations. La première génération se forme en l'absence de compétition ; mais, lors du passage à la deuxième génération, il peut y avoir élimination. Les résultats de la comparaison de la *vigueur de ces deux générations dépendront des conditions de compétition ;* ainsi, *avec panmixie,* en plantes isolées, les deux générations devront être comparables ; par contre, à forte densité, la première génération devra être supérieure à la deuxième. Dans le cas général, avec un désavantage sélectif des lignées par rapport aux croisements suffisamment fort, la vigueur diminuera en passant à la deuxième génération de multiplication, si le test est fait en conditions de compétition. Dans ce cas, avec un effectif pratiquement illimité quels que soient les effets des gènes, en l'absence d'épistasie, l'équilibre sera atteint en moyenne dès cette deuxième génération de multiplication.

Le problème pour l'interprétation des résultats est donc de connaître la valeur sélective des lignées vis-à-vis des croisements. Sur Luzerne, les expériences de TYSDAL et KIESSELBACH (1944), de DEMARLY (1964) et de CARNAHAN (1967) montrent que, à forte densité, les lignées ont une faible résistance à la compétition vis-à-vis de structures variétales plus hétérozygotes. CHALBI (1967) a étudié les relations de compétition entre plusieurs génotypes de luzerne, pour différents caractères quantitatifs, et en particulier pour l'aptitude au grainage et mis en évidence une variabilité génétique du comportement en compétition. Mais, nous ne connaissons pas d'étude expérimentale de l'influence de cette sélection par compétition sur la structure génétique de la génération suivante.

B. — *Élimination des zygotes les plus consanguins issus de croisements*

*A l'équilibre,* dans le cas de panmixie ou de croisement préférenciel, le coefficient de consanguinité moyen de toutes les variétés synthétiques, est $\frac{1 + F}{2k}$ (F désignant le coefficient de consanguinité des constituants). Une variété synthétique particulière n'a pas ce coefficient de consanguinité mais celui-ci, $F_r$ ,est tel que :

$$\frac{1}{2k} < F_r < \frac{1}{k}$$

Dans la population artificielle, considérée illimitée, créée à partir de $k$ constituants $F_r$ représente en moyenne pour un individu la proportion de loci portant des allèles identiques par descendance (au sens de MALÉCOT et GILLOIS). Mais cette proportion n'est pas la même pour tous les individus. Si $l$ représente le nombre total de loci intervenant dans le caractère quantitatif considéré, et $m$ le nombre de loci portant des allèles identiques, *en l'absence de linkage,* la distribution de $m$ est caractérisée par :

$$\text{sa moyenne } m = l\ F_r$$

$$\text{sa variance } \sigma_m{}^2 = l\ F_r\ (1 - F_r)$$

L'écart-type de cette distribution reste toujours faible, même avec un nombre relativement élevé de loci comme le montre le tableau 5. Plus le nombre de loci sera faible plus il y a de chance de voir apparaître des formes à forte proportion de loci portant des allèles identiques. Pour que ces plantes soient éliminées, il faudrait que les loci considérés manifestent de la superdominance, c'est-à-dire que l'état homozygote soit défavorable.

Pour un caractère quantitatif donné, le nombre de loci étant fixé, la variabilité du nombre de loci portant des allèles identiques sera maximum pour $F_r = 1/2$, condition réalisée avec une variété synthétique à 2 constituants homozygotes. Cette remarque est aussi valable pour la $F_2$ d'un hybride simple.

*Le linkage peut augmenter très fortement cette variabilité.* SCHNELL (1961) donne pour expression de $\sigma_m{}^2$, en se limitant aux liaisons 2 à 2 dans un ensemble de $l$ loci :

$$\sigma_m{}^2 = l\ \Phi_i\ (1 - \Phi l_i) + 2 \sum_{(i,j)} \Phi_{ij}$$

$\Phi_i$ = F coefficient de consanguinité

$\Phi_{ij} = F_{11}$, coefficient de consanguinité généralisé à deux loci, probabilité d'avoir deux gènes identiques aux loci $i$ et $j$.

TABLEAU 5

*Influence du nombre de loci et du nombre de constituants sur la moyenne et la variabilité du nombre de loci portant des allèles identiques, en l'absence de linkage*

| Nombre de loci $l$ ..... | | 10 | | 100 | |
|---|---|---|---|---|---|
| Nombre de constituants ($k$) .... | | 4 | 8 | 4 | 8 |
| $m \pm \sigma_m$ | $\sigma_m$ min. ..... | 1,25 ± 1,04 | 0,62 ± 0,76 | 12,5 ± 3,3 | 6,2 ± 2,4 |
| | $\sigma_m$ max. ..... | 2,50 ± 1,36 | 1,25 ± 1,04 | 25,0 ± 4,3 | 12,5 ± 3,3 |

Dans le cas d'indépendance, l'expression de $\Phi_{ij}$ est simple, $\Phi_{ij} = F^2$, mais, dans le cas de linkage, $\Phi_{ij}$ prend une valeur supérieure qui dépend du système de reproduction. Dans le cas d'une liaison très intense, la valeur de $\Phi_{ij}$ tend donc vers la valeur du coefficient de consanguinité F ce qui a pour effet d'augmenter considérablement la variance $\sigma_m{}^2$. Le linkage peut donc augmenter l'intensité de la sélection naturelle contre les génotypes les plus riches en loci portant des allèles identiques.

Une action plus générale de la sélection peut être envisagée, action comparable à la sélection massale ; son effet sur la performance moyenne de la variété synthétique dépendra de l'*héritabilité* du caractère considéré. Si la première génération est obtenue en l'absence de compétition et avec une reproduction parfaitement au hasard, cette génération constitue en l'absence de linkage une population en équilibre. Dans ce cas, pour une variété synthétique particulière, la différence entre la valeur de la première génération de multiplication et celle de la deuxième a pour expression, d'après GRIFFING (1960) :

$$\mu_{(Syn_2)_r} - \mu_{(Syn_1)_r} = i \frac{\sigma_{A(r)}{}^2}{\sigma_{P(r)}{}^2}$$

— $i$ représente la sélection différentielle, c'est-à-dire la différence entre la performance moyenne des individus de la première génération et celle des individus ayant efficacement participé à la formation de la deuxième génération ;

— $\sigma_{A(r)}{}^2$ et $\sigma_{P(r)}{}^2$ représentent respectivement pour la variété synthétique considérée, la variance additive et la variance phénotypique.

L'intensité de sélection peut être proportionnelle à la fréquence des formes les plus consanguines. Elle sera faible avec un nombre élevé de constituants si les loci contrôlant le caractère quantitatif étudié sont en assez grand nombre et peuvent être considérés comme indépendants ; avec le phénomène du linkage, l'intensité de la sélection pourra être augmentée. Avec un nombre faible de constituants, il faut s'attendre aussi à une action plus forte de la sélection.

Mais, même si la sélection différentielle est forte cela ne se traduira pas obligatoirement par un gain important au niveau de la deuxième génération de multiplication. Il faut encore que l'héritabilité du caractère quantitatif considéré soit assez

élevée. C'est l'héritabilité au sens restreint du terme qui intervient : au numérateur figure la variance additive qui peut être considérée comme faible si la variabilité génétique est surtout due à la dominance, hypothèse déjà faite. De plus, avec la variabilité due à la compétition, la variance phénotypique doit être importante. L'héritabilité d'un caractère complexe comme le rendement doit donc être faible ; le progrès d'une génération à l'autre sera faible. Si les formes les plus homozygotes sont désavantagées, la variance additive diminuera rapidement. Pratiquement, un équilibre stable sera atteint dès la deuxième génération de multiplication.

L'effet défavorable d'un nombre limité de constituants et de leur coefficient de consanguinité peut donc être atténué par la sélection zygotique. L'importance pratique de ce phénomène reste à mettre en évidence. Un tel effet ne pourrait facilement être observé qu'en l'*absence d'épistasie*, et avec une reproduction parfaitement au hasard des constituants : il y aurait, en effet, augmentation de vigueur en passant de la première à la deuxième génération, alors que dans les conditions citées, en l'absence de toute sélection zygotique, il devrait y avoir stabilité.

## CONCLUSION

Les déviations principales du régime naturel de reproduction par rapport à la panmixie ne modifient pas essentiellement les conclusions d'une étude précédente (GALLAIS, 1967) relative à l'influence du nombre de constituants et de leur niveau de consanguinité sur la vigueur de la variété synthétique ; elles ne font qu'accentuer ou diminuer les effets de ces deux paramètres.

Ainsi, une répartition non-uniforme du pollen et un avantage sélectif de l'autopollen, en augmentant le coefficient de consanguinité moyen de la variété synthétique, accentuent l'effet défavorable d'un faible nombre de constituants et/ou d'un fort niveau de consanguinité. En l'absence de sélection zygotique, l'effet de ces deux déviations est d'autant plus défavorable que le phénomène d'hétérosis est important, hypothèse que nous avons faite, et que le *taux d'autofécondation* préférentielle est plus élevé. C'est le taux d'autofécondation préférentielle qui détermine essentiellement le niveau de la vigueur de la variété synthétique (fig. 2) : même un nombre élevé de constituants à bonne aptitude à la combinaison ne compensera pas l'effet défavorable du taux élevé d'autofécondation préférentielle. Au cours des générations de multiplication, la vigueur de la variété synthétique pourra augmenter ou diminuer selon le coefficient de consanguinité des constituants, leur nombre, et le taux d'autofécondation. Avec des constituants très consanguins, la vigueur augmentera en moyenne ; au contraire avec des constituants très hétérozygotes, la vigueur diminuera en moyenne. L'équilibre sera atteint de façon asymptotique.

Un avantage sélectif de l'allopollen, seul, n'affecte que la première génération de multiplication, pour laquelle il diminue plus ou moins fortement , selon son intensité, le taux d'autofécondation. Mais, dès la deuxième génération de multiplication, en l'absence de linkage, l'équilibre est atteint et correspond à celui qui l'aurait été, avec un régime de reproduction parfaitement au hasard. Il ne peut donc y avoir que *diminution de vigueur* en passant de la première génération de multiplication à la deuxième. Avec épistasie, cet équilibre ne sera atteint que de façon asymptotique.

L'influence du nombre de constituants et de leur consanguinité, sur la vigueur de la variété synthétique à l'équilibre reste donc la même qu'en panmixie. Mais *avec une répartition non-uniforme du pollen*, un avantage de l'allopollen diminuera le taux d'autofécondation, et aura donc une *action favorable* sur le niveau de la vigueur de la variété synthétique à l'équilibre.

La sélection naturelle au niveau des zygotes est susceptible d'atténuer fortement les effets défavorables d'un taux d'autofécondation. *Les résultats dépendront alors des conditions de compétition* dans l'appréciation de la vigueur. Une élimination de même nature peut aussi se faire au niveau des génotypes issus de croisements, ayant la plus grande proportion de loci portant des allèles identiques. L'intensité de l'élimination sera alors fonction du linkage, du nombre de loci concernés et du nombre de constituants. Le linkage augmente la variabilité du nombre de loci portant des allèles identiques, alors que le nombre de constituants la diminue. Dans une variété synthétique particulière, l'intensité de la sélection au niveau des zygotes peut être très variable. Si son effet est assez fort, elle peut arriver à atténuer l'effet défavorable d'un nombre limité de parents et de leur coefficient de consanguinité.

Les déviations du régime de reproduction par rapport à la panmixie peuvent donc affecter le niveau d'équilibre de la vigueur de la variété synthétique à l'équilibre, mais aussi le sens et la vitesse d'évolution de cette vigueur vers la valeur d'équilibre. Pour pouvoir prévoir la vigueur d'une variété synthétique à partir des caractéristiques des constituants de départ, et interpréter des résultats expérimentaux, il faudra donc non seulement connaître la nature et la valeur de leurs apports génétiques, mais aussi quelles seront les conditions de pollinisation, de fécondation et l'importance de la sélection naturelle.

*Reçu pour publication en septembre 1969.*

## SUMMARY


### VIGOUR OF SYNTHETIC DIPLOÏD VARIETIES IN ADVANCED GENERATIONS
### II. — DEVIATIONS FROM PANMIXIA

With allogamous plants the deviations of the mating system to panmixia may occur at 3 different stages : the pollinisation, the union of the gametes, or the subsequent zygote stage.

To study deviations at the gamete union stage in the absence of gametic selection, two situations have been envisaged : preferential union of gametes from the same individual and preferential union of gametes from different individuals, of whatever genetic structure.

In the absence of any zygotic selection during generations of seed-multiplication a selective advantage of self-pollination has a very unfavourable effect on the performance of the synthetic variety, proportional to the rate of preferential self-fertilization. An increase or decrease of vigour can occur according to the coefficient on inbreeding of the parents, their number and their selfing rate ; the equilibrium is reached asymptotically.

With a selective advantage of cross-pollination, vigour can only diminish as it passes from the first to the second generation of seed-multiplication in the absence of linkage and epistasis ; equilibrium is reached at this second generation. The effect of the number of parents, and their inbreeding coefficient, on vigour at equilibrium is the same as with panmixia.

An uneven distribution of pollen always leads to a certain amount of self-fertilization, whatever the mechanisms which, at the stigma level, favour either self-pollination of cross-pollination.

Under natural selection at the zygote stage essentially due to competition, results will depend on the conditions of testing vigour. The effect of this selection can be very variable. If it is strong enough, it can counteract the unfavourable action of a certain amount of self-fertilization and lessen the effect of a limited number of parents and of their inbreeding.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BATEMAN A. J., 1947. Contamination in seed crops. III. Relation with isolation distance. *Heredity*, **1**, 303-336.

BATEMAN A. J., 1950. Is gene dispersion normal ? *Heredity*, **4**, 353-363.

CARNAHAN H. L., PADEN R. N., 1967. Effects of vigor of $S_1$ lines and seeding rates on yield and final stand of an alfalfa two-clone combinaison admixed with different percentages of $S_1$ seed. *Crop Sci.*, **7**, 9-13.

CHALBI N., 1967. La compétition entre génotypes et ses effets sur les caractères quantitatifs de la luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 67-82.

CHALBI N., 1967. Biométrie et analyse quantitative de la compétition entre génotypes chez la luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 119-158.

CLAVIER C., 1964. Le problème des variétés fourragères synthétiques. Leur création et leur conservation. *Fourrages*, **20**, 16-33.

CROIZE-POURCELET S., 1968. *Étude théorique et expérimentale de l'évolution de petites populations par la notion de contrainte.* Thèse Fac. Sci. Orsay.

DEMARLY Y., 1955. Observations sur la pollinisation de la luzerne. 2e *Conf. intern. Nations Unies sur l'utilisation de l'énergie atomique à des fins pacifiques. Genève* **12**, 231-233.

DEMARLY Y., GUY P., CHESNEAUX M.-T., 1964. Analyses préliminaires de la compétition chez les luzernes. *Ann. Amélior. Plantes*, **14**, 131-155.

JACQUARD P., 1968. Panmixie et consanguinité. Quelques précisions de langage. *Population*, **6**, 1065-1090.

GALLAIS A., 1967 *a*. Modèle pour l'étude des effets génétiques. *Ann. Amélior. Plantes*, **18**, 229-242.

GALLAIS A., 1967 *b*. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques diploïdes au cours des générations de multiplication. I. En panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 291-301.

GALLAIS A., 1968. Étude théorique et comparée de la vigueur de différentes structures variétales chez les plantes allogames autotétraploïdes. *Ann. Amélior. Plantes*, **18**, 2.

GILLOIS M., 1964. *La relation d'identité en Génétique.* Thèse Fac. Sci. Paris.

GILLOIS M., 1967. La notion de génotype. *Ann. Génét.*, **10**, 4, 201-202.

GRIFFING B., 1960. Theoretical consequences of truncation selection based on the individual phénotype. *Aust. J. biol. Sci.*, **13**, 307-343.

GUY P., 1968. Nombre de plantes nécessaires à la multiplication d'un hybride autotétraploïde. *Ann. Amélior. Plantes*, **18**, 4, 367-379.

GUY P., 1969. (données non publiées).

KEMPTHORNE O., 1957. *An introduction of Genetic Statistics.* J. Wiley, New York, 545 p.

LENOBLE M., 1967. Évolution théorique au cours des générations de multiplication des fréquences géniques de l'autoincompatibilité. Conséquences possibles sur les valeurs moyennes de ces générations. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 267-276.

MALECOT G., 1948. *Les mathématiques de l'hérédité*, 63 p. Masson et Cie. Paris.

NIQUEUX M., ARNAUD R., 1967. Taux de pollinisation croisée entre deux clones de Fétuque élevée (*Festuca arundinacea* SCHREB). *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 393-396.

NITZCHE W., 1963. Zur Theorie der Erhaltungszucht bei Frendbefruchtern. *Z. Pflanzenzucht.*, **50**, 3, 309-14.

PICARD J., 1960. Données sur l'amélioration de la Féverole de printemps (*Vicia faba* L.). *Ann. Amélior. Plantes*, **10**, 121-153.

RIVES M., 1957. Études sur la sélection du colza d'hiver. *Ann. Amélior. Plantes*, **7**, 61-107.

SCHNELL F. N., 1961. Some general formulations of linkage effects in inbreeding. *Genetics*, **46**, 947-957.

SHIKATA M., 1965. A generalization of the inbreeding coefficient. *Biometrics*, **21**, 665-681.

TYSDAL H. M., KIESSELBACH T. A.,1944. Hybrid alfalfa. *Amer. Soc. Agron. J.*, **36**, 649-667.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (1), 27-44.

# LES MUTATIONS SOMATIQUES INDUITES ET L'ONTOGÉNIE DE LA POUSSE FEUILLÉE (1)

H. DULIEU (2)

*Station d'Amélioration des Plantes,*
*Centre de Recherches agronomiques de Dijon,*
*Institut national de la Recherche agronomique*
*et Laboratoire de Botanique, Faculté des Sciences - Dijon*

RÉSUMÉ

Une méthode de marquage génétique des filiations cellulaires est basée sur la propriété que possède le méthane sulfonate d'éthyle d'induire des mutations chlorophylliennes de type stable et homogène, au niveau des organes végétatifs des plantes traitées. Par l'observation de ces chimères somatiques, il est possible de préciser les schémas ontogéniques propres à la formation de la pousse feuillée et de la feuille. On peut en tirer des indications pour l'isolement de mutants non visibles en $M_1$.

## I. — INTRODUCTION

### 1. *Généralités sur les chimères caulinaires d'Angiospermes*

Après les premières observations de chimères chlorophylliennes (Baur, 1909), le rapprochement fait avec la structure en « tunica-corpus » du sommet caulinaire, décrite par Schmidt (1924) devait conduire des auteurs comme Satina *et al.* (1940) à penser que cette configuration histologique avait une conséquence importante sur le plan génétique. Il s'agit de la perpétuation possible, d'une manière stable, au sein d'un même méristème, de souches cellulaires génétiquement différentes, arrangées en couches dans les tissus différenciés ($L_I$, $L_{II}$, $L_{III}$, etc. de Satina *et al.*). Cette superposition permet le maintien d'une structure de chimère péricline dont le premier stade d'évolution est la chimère sectoriale, définies par Baur dès 1909. Le terme

(1) Résumé d'une thèse de Doctorat d'État ès Sciences naturelles soutenue devant la Faculté des Sciences de Dijon, le 22 mars 1969, n° de dépôt au Centre de Documentation du C. N. R. S. AO 3016.

(2) Chercheur au Centre national de la Recherche scientifique.

de chimère méricline (JÖRGENSEN et CRANE, 1927) est employé lorsque le secteur hétérogène n'affecte pas la totalité des couches superposées.

L'étude de ces phénomènes de chimères chlorophylliennes spontanées a été très étroitement liée au début à celle de la transmission héréditaire de mutations supposées plastidiales, qui se fait soit par le parent maternel seul (*Status albomaculatus*, CORRENS 1909) soit par les deux parents, avec des fréquences variables suivant le sens du croisement (*Status paralbomaculatus*, CORRENS, 1931).

La relation entre la structure histologique de l'apex et les répartitions des idiotypes cellulaires dans les différentes couches périclines de tissus foliaires a été relativement bien étudiée (BAUR, 1909 ; SATINA *et al.*, 1940 ; SATINA et BLAKESLEE, 1941 ; CLOWES, 1961 ; HAGEMANN, 1964 ; TILNEY-BASSET, 1963 et 1967, etc.). Ce fait n'est pas étonnant puisque de telles études se font sur des chimères stabilisées, pouvant être multipliées par voie végétative, quels que soient leur origine et leur mode d'apparition.

Par contre, leur forme initiale, sectoriale ou méricline, a été peu observée pour la simple raison que les moyens de les induire à des fréquences suffisantes sont relativement récents (DOMMERGUES, 1962), au moins en ce qui concerne les chimères chlorophylliennes.

### 2. *Problèmes posés qui concernent l'ontogénie de la pousse feuillée*

a) *De l'initium foliaire à la feuille.*

Les travaux consacrés au mode de formation d'un primordium à partir de l'initium foliaire sont fort nombreux (voir ESAU, 1965) et ils aboutissent à une conception assez homogène pour l'ensemble des Phanérogames. Celle-ci n'a pas fait l'objet jusqu'à maintenant d'une remise en cause. Pourtant, l'idée de cellule initiale (apicale, subapicale, marginale et submarginale) en constitue le fondement, aussi bien pour la transformation de l'initium en primordium que pour l'évolution de celui-ci en ébauche. Or, on sait combien cette idée de cellules initiales a été critiquée à propos des méristèmes terminaux caulinaires et même radiculaires. C'est à cause de cette étonnante absence de discussion critique que nous avons posé (DULIEU, 1968), dans le cas de l'ontogénie foliaire, les questions suivantes : l'aspect méristématique plus accusé généralement observé à la partie sommitale de l'ébauche naissante, signifie-t-il que la quasi-totalité de celle-ci dérive d'un massif de cellules initiales situées au sommet ? La croissance en largeur et en épaisseur de l'ébauche est-elle due, au moins dans un premier temps, à l'activité de cellules initiales situées en position marginale (superficielle) ou sub-marginale?

b) *Du méristème caulinaire à la pousse feuillée.*

Dans ce second aspect des problèmes d'ontogénie, le nombre de travaux existant est très important et les techniques sont fort diverses. Cela n'a pas empêché que les interprétations soient restées longtemps foncièrement opposées les unes aux autres.

Le point de désaccord fondamental étant la fonction génératrice des diverses cellules du méristème caulinaire, nous avons tenté (DULIEU, 1969) de répondre à la question de savoir s'il existe réellement des cellules permanentes, en position soit axiale soit périphérique, et quelles relations quantitatives de filiations on peut établir entre les divers territoires du point végétatif.

La réponse à ces questions permettra peut-être de trancher entre plusieurs conceptions : les auteurs admettant que c'est la zone axiale sommitale qui constitue le territoire générateur de tout le méristème et donc de la pousse (GUTTENBERG, 1960 ; BARTELS, 1961, POPHAM, 1951, SOMA et BALL, 1965) ont-ils raison contre les partisans d'une production de cellules plutôt caractéristique des territoires latéraux alors que la zone axiale reste inactive (PLANTEFOL, 1947 ; BUVAT, 1955)? Peut-être la vérité est-elle présente et diffuse dans ces différents courants de pensée et trouvera-t-on une formulation nouvelle qui conviendra à tous?

### 3. *Les méthodes d'études utilisées jusqu'ici*

Il nous paraît commode de distinguer trois types de méthodes, suivant qu'elles permettent de tenir compte du facteur temps, la question débattue étant d'ordre dynamique. Ainsi, les observations cytohistologiques de matériel fixé et coloré font naturellement partie des méthodes statiques ou discontinues. On conviendra que tout ce qui nécessite un certain temps pour être observable signifie que l'observation sera intégrée sur cette période et la méthode correspondante devient semi-continue ; ce sera le cas de l'histoautoradiographie. Un marquage par mutation est de l'ordre du phénomène continu, comme l'étude du déplacement de marques colorées par examen superficiel.

a) *La cytologie et l'histologie.*

La cytologie a permis de déceler les territoires et les cellules dont les aspects nucléaires et cytoplasmiques deviennent caractéristiques d'une activité de multiplication cellulaire intense au moment de la fixation. Elle ne peut donner de renseignements précis sur le devenir ultérieur de ces cellules que par la comparaison d'échantillons fixés identiques.

L'histologie recherche les différenciations en cours d'un territoire à l'autre, les directions privilégiées ou habituelles des cloisonnements cellulaires. Elle se rapproche ainsi de la réalité morphologique à condition ici encore que son caractère discontinu soit compensé par un nombre d'observations répétées au cours de l'ontogenèse d'individus identiques. L'inconvénient majeur est cependant d'ordre géométrique : alors que la morphogenèse se déroule en trois dimensions, la réalisation des coupes histologiques se limite aux plans caractéristiques de l'ébauche à étudier : plans transversaux et plan sagittal. L'interprétation des images fournies par ces plans dans l'espace exige un effort de reconstruction mentale plus délicat et il arrivera qu'elle ne soit pas conforme aux processus réels.

b) *Les marquages semi-continus.*

Ces méthodes relèvent déjà de l'expérimentation puisqu'elles supposent une première intervention, comme l'incorporation de thymidine tritiée dans le DNA nucléaire (PARTANEN et GIFFORD, 1958). Le fonctionnement du massif cellulaire à étudier se déroule ensuite le plus normalement possible, jusqu'au moment choisi pour la fixation. Une seule observation est possible par individu sur une durée de l'ordre de quelques plastochrones, bien insuffisante pour que la descendance des cellules présentes au moment de l'intervention soit totalement exprimée.

c) *Les marquages continus.*

L'avantage d'un tel procédé est de donner lieu à des observations répétées sur un méristème vivant, de telle façon que le phénomène soit directement perceptible. Le déplacement de marques colorées depuis la zone sommitale d'un méristème caulinaire (LOISEAU, 1962 ; SOMA et BALL, 1965) ou la cinématographie de la surface tunicale (NEWMAN, 1956 ; BALL, 1960) ou le déplacement d'une lésion provoquée par piqûre (BALL, 1950 ; LOISEAU, 1960), sont fonctions de l'activité de croissance dans le point végétatif. Toutefois, la surface qui peut être observée se limite aux primordiums foliaires dans le cas des marques colorées et à quelques cloisonnements successifs lors de la microphotographie. Les familles cellulaires ne sont donc définies que dans des limites très étroites et encore assez imprécises.

### 4. *Méthode proposée et avantages préalables à respecter*

HESLOT *et al.* (1959) ont montré que plusieurs agents alkylants, comme le méthane sulfonate d'éthyle (MSE) possèdent des propriétés mutagènes exceptionnelles, surtout au niveau somatique (DOMMERGUES, 1962) ; l'effet se traduit par la formation de chimères après traitement des graines.

Le but de nos travaux préliminaires (DULIEU, 1967 *a*, 1967 *b*) a été de déterminer si, pour des chimères chlorophylliennes induites par ce procédé et montrant des images sectoriales, ces secteurs observés sont l'image de la descendance somatique entière d'une cellule présente au plus tôt au moment du traitement mutagène. La réponse est positive dans les cas où le secteur est d'apparition directement homogène, lorsqu'il possède des limites nettes avec le tissu resté normal et lorsque la stabilité du tissu muté est grande. En choisissant les chimères de ce type, nous avons pu valablement appliquer leur analyse à la connaissance du développement ontogénique.

En effet, si chaque secteur déficient est la descendance d'une cellule mutée, l'observation de leurs répartitions est l'utilisation d'un marquage cellulaire de nature génétique, donc continue. Un nombre très limité d'auteurs ont accordé attention à cette méthode. Il est vrai qu'il s'agit de la visualisation des conséquences ultimes de la multiplication cellulaire. Le processus mental qu'une telle analyse appelle, explique que les conclusions des auteurs aient pu être différentes. Ainsi, DERMEN (1945), BARTELS (1961) et HOWARD (1961) affirment l'existence d'initiales permanentes en position axiale ; BERGANN (1965) et KLOPFER (1965) pensent qu'elles n'existent pas. Il s'agira donc de discuter les faits de la manière la plus objective que possible.

Par ailleurs, tout traitement mutagène est toxique et entraîne des perturbations dans la morphogenèse (DULIEU, 1965). Il est nécessaire de rechercher les doses qui restent compatibles avec une ontogénie normale, au moins dans la majorité des cas. Malgré tout, un certain nombre de pousses anormales apparaissent ; il conviendra de les éliminer si l'on veut que les conclusions soient généralisables aux organismes normaux.

## II. — APPLICATION A L'ONTOGÉNIE FOLIAIRE

### 1. *L'exemple du Tabac* (Nicotiana tabacum *L.*)

Plusieurs séries importantes de pousses en chimères mériclines de structure VVB-VBB, donc possédant un secteur caulinaire d'apparence verte (VVB) (1), l'autre blanc (VBB) ont été obtenus après la culture *in vitro* de fragments de limbes de la structure VBV initiale d'une chimère (Dulieu, 1967 *b*). Les limites longitudinales passant en tout point de la circonférence de la pousse déterminent des lignes de partage des filiations cellulaires d'origines génétiques différentes avant leur initiation.

La forme des secteurs d'origine caulinaire dus à des discontinuités longitudinales de phénotypes cellulaires est généralement trapézoïdale dans le limbe et se trouve prolongée dans la nervure principale par une sorte de pédoncule dont les éléments se retrouvent jusque sur la tige porteuse. Les formes ne sont pas différentes s'il s'agit de secteurs vert (VVB) sur fond blanc (VBB), ou de secteurs blancs (VBB) sur fond vert (VVB).

Suivant leur position, on peut distinguer :

— des secteurs longitudinaux n'affectant que la base légèrement engainante de la feuille, sans aucun prolongement dans le pétiole ou le limbe ;

— des secteurs médians pourvus d'une partie rectiligne étroite sur presque toute la longueur du rachis primaire, dans son plan médian, s'étalant dans la portion apicale de la feuille, sur une surface souvent étroite (fig. 2) ;

— des secteurs obliques ascendants, occupant des positions diverses, à droite ou à gauche du rachis primaire (fig. 1 et 3). Leur épanouissement dans le limbe se fait dès la base de la feuille lorsque leur « pédoncule » pétiolaire est très latéral ; il se fait dans une portion de plus en plus médiane si ce pédoncule pétiolaire est situé dans un plan longitudinal de plus en plus sagittal du pétiole.

Dans tous ces cas, les discontinuités sont longitudinales dans le pétiole et elles deviennent presque toujours parallèles aux nervures latérales de premier ordre ; souvent, c'est le bord d'une de ces nervures qui détermine la limite entre tissus différents. Les nervures importantes ne sont jamais coupées par une discontinuité tissulaire. Les limites deviennent plus fluctuantes, formant des lignes brisées, lorsqu'elles se situent dans le parenchyme chlorophyllien ou dans les nervures de deuxième ou troisième ordre.

La largeur minimale de tels secteurs longitudinaux lorsqu'ils sont entièrement compris dans des tissus de l'autre type, est de l'ordre du douzième de la largeur foliaire.

L'hétérogénéité tissulaire décrite ici affecte la $L_{II}$ (structure VVB-VBB). En effet, dans les positions les plus éloignées de la nervure principale, la totalité du mésophylle est de même type, tandis que la partie centrale du limbe comporte une assise tissulaire interne (parenchyme lacuneux) de type blanc, en cas de structure VVB ou VBB, ou vert dans le cas de structure VBV.

(1) Formule phénotypique pour une structure en chimère péricline : les lettres V (vert) et B (blanc) se rapportent aux couches histologiques des feuilles appelées $L_I$, $L_{II}$ et $L_{III}$ par Satina *et al.* (1940)

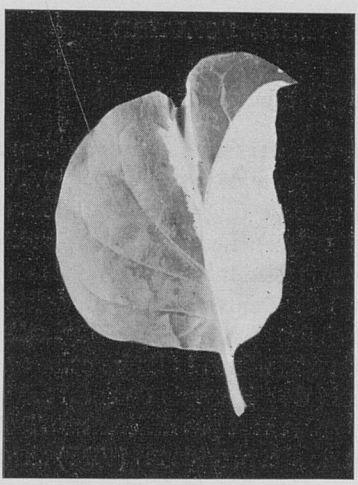


FIG. 1. — Nicotiana tabacum *L.* : *Feuille d'une chimère sectoriale de formule VVB-VBB.*
On observe quatre secteurs : un vert (VVB) latéral basal sur la partie gauche du limbe, un secteur blanc médian entièrement compris entre le secteur vert précédent et un secteur vert (VBB) sub-apical. La moitié droite de la feuille est totalement blanche et constitue le 4e secteur d'origine caulinaire.

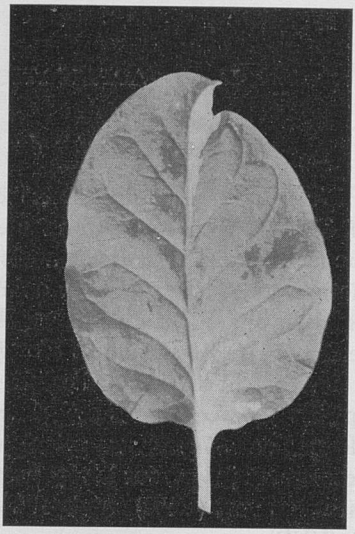


FIG. 2. — Nicotiana tabacum *L.* : *Secteur apical médian étroit blanc.*
(VBB° sur feuille par ailleurs VVB.) Dans le pétiole se trouve un prolongement longitudinal sous forme d'une trouée de tissus blancs située dans son plan médian.

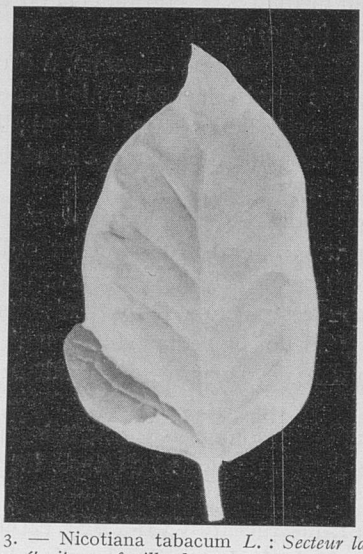


FIG. 3. — Nicotiana tabacum *L.* : *Secteur latéral étroit sur feuille de structure VBV.*
Seule la face supérieure est affectée.

FIG. 4. — Nicotiana tabacum *L.* : *Secteur latéral basal large et discontinu.*
Sur la face inférieure, le tissu blanc s'étale sur toute la portion latérale correspondant à la largeur du secteur, jusqu'à la nervure principale, mais la face supérieure n'est touchée que dans sa portion marginale. Le tissu vert de remplacement a une limite perpendiculaire à la direction générale du système penné de nervures, sous forme d'une ligne brisée.

Lorsque ces secteurs longitudinaux se prolongent jusqu'aux marges foliaires, on les retrouve sur les deux faces de la feuille ; leur « pédoncule » pétiolaire s'observe en deux points du parenchyme cortical, sur la face supérieure et inférieure de celui-ci.

Il n'existe pas que des secteurs de ce type. En effet, toujours en relation avec le début ou la fin d'un secteur hétérotypique caulinaire, la répartition sur le limbe est limitée comme ci-dessus suivant les directions longitudinales du rachis ou des nervures d'ordre 1, mais il n'intéresse souvent qu'une seule face du limbe ; une nouvelle discontinuité s'observe alors dans la direction transversale (fig. 4), sans relation avec le réseau de nervures. Ce nouveau type de limite est donc en ligne brisée. Ainsi quand un secteur vert (VVB) apparaît sur une pousse blanche (VBB), la première feuille est touchée sur sa face supérieure seulement, en totalité ou en partie (avec dans ce cas une limite transversale), ou sur cette face et la partie distale de la face inférieure (avec une limite transversale).

Le rassemblement de ces données met donc en évidence la coexistence de bandes longitudinales distinctes du point de vue de la filiation, depuis un stade antérieur à l'initiation foliaire. Ces bandes occupent toutes les positions de la surface foliaire et relient la base pétiolaire à un endroit déterminé de la marge limbaire. La relation de position entre la base pétiolaire d'une bande et sa disposition limbaire est que les bases latérales correspondent à des secteurs latéraux et proximaux alors que des bases de plus en plus médianes correspondent à des secteurs limbaires de plus en plus médians.

Il existe un parallélisme entre l'orientation des limites et celles des nervures latérales d'ordre un : l'angle d'inflexion des bandes à partir du faisceau médian du rachis est donc le même que l'angle d'inflexion du système penné.

Il peut y avoir répartition différente sur les deux faces foliaires, mais elle est toujours liée à la présence d'une discontinuité transversale dont l'origine est caulinaire.

Ces observations concernent la croissance en surface. La croissance en épaisseur est d'autant plus importante que l'on se rapproche des portions distales vers les parties centrales et basales du système nervuraire. Ce parenchyme cortical d'origine $L_{II}$ y est donc de plus en plus épais en direction basipète. Cependant, au niveau du limbe proprement dit, toujours réduit à un nombre constant de six assises cellulaires, le tissu fourni par $L_{II}$ reste monoassisial dans les parties centrales, pour devenir pluriassisial dans les surfaces marginales ; les passages de la première répartition à la deuxième sont toujours discontinus, tant en vue frontale de la feuille qu'en coupe transversale. On retrouve donc ici la géométrie tissulaire classique des chimères périclines (pour le Tabac : Burk, Steward et Dermen, 1964).

De l'existence de ces discontinuités de filiations antérieures à l'initiation, qu'elles soient longitudinales ou transversales, on peut conclure que la première étape de l'initiation d'une feuille est le résultat de la multiplication simultanée d'un nombre plus ou moins élevé de cellules ayant leur origine dans le méristème caulinaire, d'abord nettement orientée suivant les directions radiaires à partir de l'apex, ensuite s'étalant de façon coordonnée suivant leur position dans l'appendice. Cette multiplication cellulaire est de nature intercalaire, orientée au début, diffuse ensuite dans la phase d'étalement. La morphogenèse de la feuille est donc le résultat d'un flux de croissance en nappe, à partir de la masse *initiale*, dans lequel chaque file engendre un secteur déterminé de l'appendice. Si au début, les caractères cytologiques restent

très accusés surtout dans les portions apicales et marginales des ébauches, les potentialités cellulaires sont certainement très tôt différenciées de celles du méristème caulinaire.

2. *Généralisation à d'autres types de feuilles*

Quelle que soit la morphologie foliaire : feuilles simples à système penné de nervation (*Nicotiana, Petunia, Salvia*) ; feuilles simples à système presque parallèle de nervures (*Linum, Dianthus,* Graminées) ; feuilles simples et palmées (*Althaea, Pelargonium*) ; feuilles simples et peltées (*Tropaeolum*) ; feuilles composées pennées (*Vicia*), composées palmées (*Lupinus*), on retrouve la caractéristique fondamentale suivante : plusieurs bandes longitudinales de filiations distinctes depuis un stade antérieur à l'initiation, coexistent et s'étalent indépendamment dans la feuille. La relation entre la position des bandes dans les pétioles et l'endroit du limbe où elles s'expriment est la même que chez le Tabac. Les irrégularités de répartition entre faces supérieure et inférieure ou au sein même d'une face sont des phénomènes fréquents lorsqu'il y a discontinuité tissulaire caulinaire.

Les phénomènes morphogénétiques qui déterminent les différences de forme sont donc postérieurs à ceux qui engendrent l'ébauche :

*a*) Il y a le cas où l'ébauche s'allonge fortement dans la portion qui fournira le limbe :

1° Si chaque file en voie d'élongation se transforme en faisceau par épaississements transversaux pluridirectionnels, on obtient une feuille allongée, du type Blé ou Œillet.

2° Si au contraire, la transformation en faisceaux affecte davantage la portion distale des bandes, les faisceaux deviennent coniques, à pointe basale (*Linum*). Cette évolution est nécessairement coordonnée avec l'inflexion plus latérale des faisceaux non médians.

3° Si la portion frontale de chaque faisceau reprend une activité intense d'étalement, chacun de ceux-ci fournit un secteur limbaire plus ou moins large. La localisation de ce méristème marginal déterminera alors la forme définitive : méristème continu en position parallèle à la direction d'élongation dans le plan de dorsi-ventralité (Tabac) ; méristème oblique par rapport à ce plan, discontinu (Féverole) ou devenant discontinu (Cosmos).

*b*) Si l'ébauche ne s'allonge pas dans sa partie qui deviendra le limbe, on retrouve les mêmes possibilités qu'en (*a*) : insertion oblique du méristème limbaire à activité continue (*Althaea, Pelargonium*) ou discontinue (*Lupinus*), avec portion médiane proximale active (*Tropaeolum*) ou inactive (*Althaea*).

## III. — APPLICATION A L'ONTOGÉNIE CAULINAIRE

1. *L'exemple du Lin* (Linum grandiflorum DESF.)

La masse épicotylaire volumineuse dans la graine est organisée en deux initiums égaux, de part et d'autre d'un léger bombement central contenant de l'ordre de 200 cellules ; elle germe et acquiert en 48 heures un aspect euméristématique. Déjà

après 73 heures, on peut distinguer une activité différentielle depuis l'apex jusqu'aux flancs de cet épicotyle. Après 4 jours, la sixième feuille est initiée sur une pousse à phyllotaxie 5/13 à 8/21.

Le volume apical va rester très stable pendant une phase végétative très longue. Il n'y a donc certainement pas de changement important dans la dynamique de croissance végétative d'un tel méristème zoné suivant un modèle considéré comme fréquent chez les Dicotylédones.

L'initiation foliaire emporte un secteur périphérique du méristème caulinaire relativement modeste, d'environ 1/5 de circonférence.

Dans 40 à 48 p. 100 des cas, les plantules traitées par trempage au méthane sulfonate d'éthyle (1,5 g/l) manifestent des zones de déficience en chlorophylle, sous forme de bandes longitudinales affectant une ou plusieurs feuilles. Ces secteurs homogènes quant à leur phénotype déficient, leur limite panachée avec le tissu normal et l'absence de tissus normaux à l'intérieur, se prêtent bien, grâce à leur nombre, à une tentative d'interprétation de la destinée somatique des différentes cellules du point végétatif.

On peut décrire de nombreux exemples individuels. Nous ne reprendrons ici que les données de fréquence des phénomènes observés, après avoir résumé ceux-ci.

*a*) L'apparition des secteurs caulinaires déficients s'observe le plus souvent au niveau même d'une feuille, parfois le long d'un entre-nœud, sous forme d'une bande de tissus mutés dans les assises externes du parenchyme cortical. Dans le dernier cas, le secteur est d'abord étroit, atteignant une, puis quelques largeurs de cellules. Quand le secteur caulinaire apparaît sur une feuille, il touche un secteur intrafoliaire complet, sur les deux faces, ou un secteur incomplet.

Lorsque le secteur intrafoliaire n'est touché qu'en partie, la discontinuité entre les premières cellules mutées et les cellules normales se situe en position distale si le lieu d'apparition est la face inférieure. La limite coïncide avec la marge lorsque la face supérieure est seule touchée par des cellules mutées. Si la limite se situe sur la face supérieure, les premières cellules mutées seront en position proximale par rapport à l'axe caulinaire.

*b*) L'élargissement et le rétrécissement des secteurs caulinaires sont fréquents et se marquent souvent au niveau même des feuilles par un étalement de la colonie cellulaire mutée différent sur les deux faces. Le phénotype cellulaire en voie d'élargissement s'étale davantage sur la face supérieure et inversement.

Les secteurs mutés sont le plus souvent fugaces et n'intéressent souvent qu'une seule feuille ; ils ne seront pas considérés comme de nature caulinaire dans ce cas. Les secteurs caulinaires eux-mêmes disparaissent après avoir intéressé en partie un nombre plus ou moins élevé de feuilles. Les tissus verts de remplacement prennent alors la même position que les tissus mutés lors de l'apparition.

Il y a d'autres évolutions possibles : l'élargissement important et la généralisation, parfois à partir de plusieurs secteurs sans connexion entre eux dans leurs parties basales et qui se rejoignent ensuite. Les secteurs larges sont aussi des secteurs longs, maintenus en secteurs jusqu'à la fleur (cas rares) ou généralisés à tout le sommet bien avant la phase préflorale.

L'étude des fréquences relatives de ces modalités permet de mettre en évidence plusieurs caractéristiques :

1° La distribution des fréquences d'apparition, de disparition de secteurs caulinaires en fonction de leur niveau foliaire sur la pousse a l'aspect général d'une courbe en cloche légèrement dissymétrique, la fréquence la plus élevée étant décalée à gauche (fig. 5).

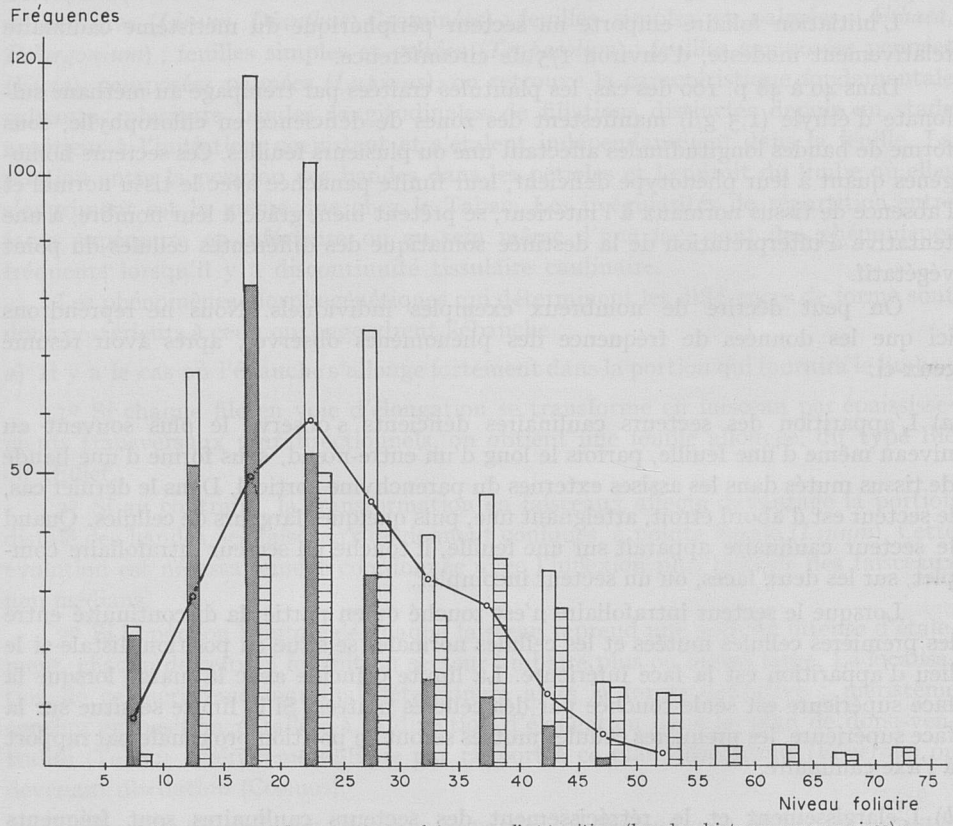



FIG. 5. — Linum grandiflorum DESF. ; *fréquence d'apparition* (bandes histogrammes noires) ; *de disparition* (hachurées) *et cumulées* (apparition + disparition) (noires + blanches), *en fonction du niveau foliaire*

La ligne continue indique la variation de fréquence à chaque niveau, de chaque secteur muté caractérisé par son niveau moyen.

2° Les niveaux moyens des secteurs caulinaires sont distribués de la même façon à chaque niveau foliaire (N), avec une fréquence ($\varphi$) maximale à $N_{20-24}$. On peut considérer que le niveau moyen d'un secteur caractérise bien le niveau d'une colonie cellulaire mutée sur la pousse. Chaque colonie cellulaire mutée indépendante descendant d'une cellule mutée, la variation de fréquence de secteurs mutés est donc proportionnelle à la variation de fréquence de mutations. Au-dessus de $N_{10}$, qui correspond au seuil d'expression des secteurs caulinaires, cette fréquence va diminuer suivant une loi exponentielle négative (1).

(1) $\log \varphi = 2{,}7010 \pm 0{,}0349\ N$ $\quad S_K = \pm 0{,}00207$ $\quad$ F test trégr. = 282,29** (1 et 10).

3° La fréquence de remplacements d'un tissu par un autre (apparition + disparition) suit la même loi que précédemment en fonction du niveau foliaire (1).

4° Les secteurs mutés dont le niveau est situé de plus en plus haut sur la pousse sont aussi de plus en plus longs. Il existe une régression linéaire significative (secteurs caulinaires non généralisés) entre L (nombre de feuilles touchées par le secteur muté) et H (leur niveau moyen sur la pousse (2). L'existence des secteurs généralisés à tout le sommet permet de penser qu'au-delà de $F_{52}$, la relation devient exponentielle.

On peut interpréter tous ces faits de la façon suivante : les cellules mutées présentes à un moment donné dans l'épicotyle ou le jeune méristème, après le traitement, deviennent des colonies cellulaires qui sont petit à petit incorporées dans les organes foliaires. Chaque apparition d'un secteur muté est donc due à un phénomène de remplacement basipète d'un tissu normal par une colonie mutée. Ce remplacement peut avoir lieu plus ou moins tard dans l'ontogénie de la pousse.

La disparition fréquente des colonies mutées, remplacées à nouveau par du tissu normal est due au même processus de vagues de croissance basipète, souvent en relation avec le phénomène d'initiation foliaire. Les cellules mutées ont donc le plus souvent une descendance limitée tant en largeur que sur la longueur de la pousse.

La possibilité qu'un secteur d'abord unilatéral se généralise, de même que la généralisation à partir de plusieurs secteurs qui se rejoignent, indique une activité de multiplication cellulaire diffuse lorsqu'elle touche des cellules en position sommitale.

La diminution de fréquence de secteurs mutés, donc de mutations dans les niveaux élevés, avec son aspect complémentaire qui est l'étalement de plus en plus important de ces secteurs les plus tardifs, montre bien que les portions de la pousse les plus récemment formées dérivent de cellules qui peuvent être différentes de celles qui fournissent les portions basales, mais dont le nombre diminue suivant une relation proportionnelle à la fréquence de mutations.

On peut donc dire que les cellules du point végétatif s'expriment dans les feuilles d'autant plus tard qu'elles sont proches du sommet ; ainsi le temps le plus long de maintien inexprimé d'une mutation dans la zone sommitale est de 50 plastochrones ; le passage le plus court dans la zone périphérique est de deux mises en activité organogène ; un secteur du méristème est en effet remis en activité un plastochrone sur trois dans le cas d'une phyllotaxie 1/5 à 3/8 comme chez le Lin.

Chaque cellule du massif épicotylaire s'exprime donc dans les feuilles après avoir été l'objet d'une croissance de nature intercalaire, diffuse au sommet et longitudinale sur les flancs. Le fait que ces deux territoires ont une activité différente dans le temps rend bien compte du fait que l'expression des cellules latérales est plus fugace que celle des cellules sommitales.

### 2. *L'exemple de la Féverole* (Vicia faba L. *var.* minor)

Chez *Vicia faba* L. comme beaucoup de Légumineuses, le nombre de feuilles déjà présentes dans l'embryon avant germination est élevé (la feuille 7 est à l'état d'initium). La phyllotaxie alterne distique met chaque secteur d'une demi-circonférence

(1) $\log R = 2{,}8034 - 0{,}0355\ N$ $S_K = \pm 0{,}00249$ F test régr. = 201,83** (1 et 10).
(2) $L = 0{,}359 + 0{,}144\ H$ ; $S_b = \pm 0{,}0152$ ; F test régr. = 89,44 **(1 et 265).

du point végétatif en activité organogène un plastochrone sur deux. De plus, des bandes de chevauchement d'une feuille sur la suivante existent au niveau des stipules. Les premières grappes apparaissent à l'aisselle de $F_{10}$ à $F_{14}$. La phase végétative post-germinative est donc réduite à la formation de 3 à 7 feuilles. Au cours de celle-ci, une certaine zonation des caractères cytochimiques se manifeste, comme l'a décrit LANCE en 1952.

Le résultat du traitement des graines au méthane sulfonate d'éthyle est en relation directe avec la structure de l'épicotyle ; de nombreuses taches de déficiences pigmentaires sont visibles sur les trois premières feuilles. La surface de ces taches augmente en fonction inverse de l'état ontogénique des primordiums 4 à 7 préformés. Au-dessus commence la zone d'expression de secteurs foliaires complets, allant du pétiole primaire jusqu'à la marge des folioles. Les premières déficiences caulinaires (intéressant plusieurs feuilles), s'observent en grand nombre à partir de la huitième à la dixième feuille.

Les secteurs caulinaires peuvent être étroits à l'origine. Ils peuvent demeurer étroits ou être soumis à un brusque élargissement. D'autres ont acquis d'emblée une largeur importante, égalant parfois la largeur d'insertion d'une feuille. Dans ces derniers cas, la généralisation est fréquente.

Il y a deux autres faits importants. Tout d'abord, lorsqu'un secteur se généralise à partir des portions foliaires médianes, les zones stipulaires restent le plus longtemps indemnes de la transformation. Ensuite, la totalité des secteurs touchant au départ uniquement les stipules restent limités à ceux-ci. Corrélativement à ces deux observations, les zones stipulaires comportent souvent les limites des secteurs.

Comme chez le Lin, l'apparition, la variation de largeur et la disparition d'un secteur ont lieu le plus souvent au niveau même de la feuille. La déficience s'observe soit sur la seule face supérieure en cas d'apparition, soit sur la face inférieure en cas de disparition.

La distribution de fréquence des secteurs mutés, notés par leur niveau d'apparition est quasi symétrique (fig. 6) ; le taux de secteurs généralisés est de plus en plus élevé si leur apparition a lieu de plus en plus haut, de même que leur longueur.

Si l'on tient compte de la seule zone d'expression des secteurs caulinaires

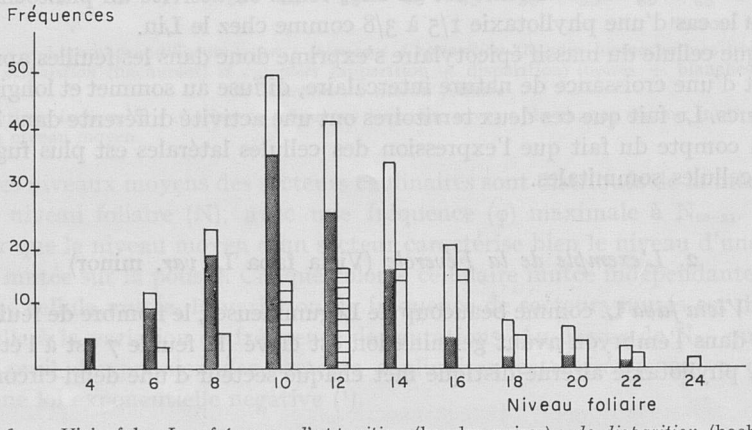



FIG. 6. — Vicia faba *L.* ; *fréquence d'apparition* (bandes noires) ; *de disparition* (hachurées) *ou cumulées* (noires + blanches) *en fonction du niveau foliaire.*

($F_{10}$ à $F_{24}$), la fréquence diminue suivant une régression de même type exponentiel que dans le cas du Lin, mais avec un coefficient ($k$) beaucoup plus élevé :

$$k_{Vicia} = -0{,}1204 \pm 0{,}0120.$$

On peut donc interpréter ces différents faits avant de les comparer avec ceux observés chez le Lin.

Les colonies cellulaires s'expriment donc d'autant plus tard qu'elles sont, à l'origine, proches du sommet épicotylaire. Les remplacements de tissus normaux par des plages mutées et le remplacement de celles-ci par des tissus normaux sont ainsi le reflet d'une croissance par vagues successives des descendants des différentes cellules au sein desquelles l'hétérogénéité héréditaire a été créée.

On conçoit donc que le nombre de colonies cellulaires descendant des cellules présentes au moment du traitement, diminue très rapidement vers les niveaux élevés de la pousse. En effet, à partir de $F_{24}$, toutes les cellules sont exprimées dans les feuilles.

L'émission d'une colonie cellulaire depuis la zone sommitale vers les flancs organogènes se fait plus rapidement dans le sens du plan phyllotaxique médian, plus intensément sollicité par la multiplication cellulaire. Les faits décrits concernant le comportement des zones stipulaires le prouvent.

Le taux de généralisation très important, qui atteint 28,4 p. 100 des secteurs caulinaires, est la conséquence de l'équivalence ontogénique des cellules proches de l'axe, dont la descendance peut se répartir par croissance tunicale diffuse sur le dôme apical.

Il existe donc chez la Féverole, comme chez le Lin, une activité non négligeable du méristème sommital. Cette activité peut être caractérisée quantitativement, par rapport à l'activité plastochronique par le calcul de $R = R_0\, e^{-KN}$, où R est la fréquence de remplacements basipètes et N le niveau foliaire.

En comparant ainsi les deux espèces, on voit que l'expression des cellules mutées s'étale depuis $F_{10}$ jusqu'à $F_{65}$ chez *Linum*, et depuis $F_{10}$ jusqu'à seulement $F_{25}$ chez *Vicia*. Cette différence traduit donc la vitesse d'incorporation des cellules sommitales plus élevée chez *Vicia*. Cette vitesse plus élevée est une conséquence de la fréquence de sollicitation plus grande de chaque secteur du point végétatif par l'initiation foliaire, qui va de pair avec une activité sommitale plus élevée.

## IV. — DISCUSSION ET CONCLUSION

### 1. *Sur le plan ontogénique, en regard des conceptions morphologiques actuelles.*

En ce qui concerne l'ontogénie des feuilles, il apparaît que la première croissance en longueur du primordium, puis de l'ébauche, ne s'effectue jamais grâce à l'activité d'un « méristème apical » constitué par un groupe cellulaire « initial ». La zone apicale médiane de la feuille est bien liée par filiation à la portion médiane sous-jacente, mais à aucune des portions latérales de l'ébauche.

Il n'y a pas de croissance en largeur suivant les directions strictement transverses ; la croissance en épaisseur du limbe n'est pas due à l'activité d'un foyer ou

d'une rangée d'initiales marginales. En effet, deux cellules qui seraient situées en positions supérieure et inférieure du limbe ne sont pas nécessairement de même souche à partir de l'initiation et ne sont quasi jamais apparentées aux cellules marginales situées sur la même coupe transversale.

De ces deux considérations, il résulte que les observations histologiques, suivant des coupes sagittales ou transversales des ébauches ne peuvent donner lieu à des interprétations généralisables à l'ensemble du volume foliaire.

L'ontogénie foliaire relève d'un principe commun aux espèces di- et monocotylédones étudiées, qui est la croissance de nature intercalaire des files directement héritées du méristème caulinaire. La croissance est d'abord longitudinale et ensuite réalise plusieurs types de déformations coordonnées suivant la position des files dans l'ébauche.

Ces déformations des files dites primitives sont tantôt réduites à un élargissement dans leur portion distale (Lin, Œillet), tantôt infléchies suivant un angle égal à celui que forment les nervures latérales avec le rachis (Tabac, feuilles pennées simples et composées). Par ailleurs, l'apparition d'une croissance continue ou discontinue dans les directions d'inflexion déterminera une forme finale simple et entière ou à limbe découpé ou encore une forme composée. Cette deuxième étape de l'ontogénie est aussi de nature intercalaire, comme le confirment les discontinuités de filiation transversales par rapport à la direction des files primitives.

Le fait d'avoir utilisé une technique différente des méthodes classiques a donc permis l'élaboration d'un schéma nouveau ayant en plus l'avantage de l'homogénéité pour l'ensemble des Plantes à fleurs.

En ce qui concerne l'ontogénie de la pousse feuillée à partir du méristème terminal, au moins en ce qui concerne la répartition des filiations au sein de l'assise tunicale $t_2$, on peut résumer les acquisitions nouvelles de cette façon, en tenant compte des conceptions précisées dans l'exposé bibliographique.

*a*) L'étalement des colonies cellulaires mutées dépend de la structure fonctionnelle du méristème terminal et par là fournit un moyen d'apprécier cette dernière. Trois facteurs semblent importants : la distribution de l'activité de multiplication cellulaire dans les territoires sommital et périphérique, les dimensions relatives des foyers d'initiation foliaire, les emplacements relatifs de ces foyers successifs.

*b*) Au stade végétatif, il existe un accroissement diffus du nombre de cellules, d'intensité faible dans la portion sommitale. Les cellules arrivant petit à petit vers la périphérie acquièrent une activité plus grande et orientée radialement. Ceci signifie qu'elles s'incorporent régulièrement au méristème de flanc. L'activité de multiplication est donc superposable à la zonation des caractères cytohistologiques décrite par beaucoup d'auteurs (Buvat, 1952, etc.).

*c*) Il n'y a pas de permanence de cellules, ni dans le territoire sommital ni sur les flancs. Il ne faut donc pas utiliser le terme d'initiale, même au sens d'élément résiduel d'une lignée cellulaire en position sommitale ou périphérique.

*d*) On peut caractériser de façon quantitative la part relative de multiplication cellulaire des zones sommitales, par la variation de fréquence des remplacements tissulaires d'origine apicale en fonction du niveau foliaire.

*e*) Le marquage par mutations permet de contrôler sur un seul individu la destinée d'une cellule individuelle, mais dont on n'a pas localisé l'origine. Cependant, ce

dernier inconvénient peut être compensé partiellement parce qu'il est possible de traiter toutes les informations sur un plan statistique. La fluctuation individuelle et la fluctuation dans la vitesse d'expression de ces différentes mutations entraîne ainsi moins d'occasions d'erreurs d'interprétations.

### 2. *Sur le plan génétique*

Ce travail répond donc au moins partiellement aux questions posées par DOMMERGUES (1962) sur la destinée de la colonie cellulaire mutée à la suite d'un traitement mutagène. Afin de saisir les détails de ce devenir, il était nécessaire de préciser la structure fonctionnelle du point végétatif et le processus de formation des feuilles.

Puisque les secteurs déficients en chlorophylle marquent au niveau même des plantes traitées ($M_1$) la descendance d'une cellule mutée et que l'étalement de ces secteurs est fonction des caractéristiques normales de la croissance apicale, on peut généraliser les interprétations proposées à la destinée de toute cellule mutée, que la mutation apparaisse au niveau somatique de la plantule traitée ($M_1$) ou dans leur descendance ($M_2$).

De plus, l'observation des mutations somatiques sert de référence, afin de préciser les niveaux ontogéniques où la présence de mutations récessives est la plus attendue, en fonction du stade de développement où le traitement est appliqué.

Par ailleurs, il est certain que le traitement mutagène perturbe, en fonction de la dose, la destinée probable attachée aux différentes cellules suivant leur contexte, en conditions normales. Cependant, nous ne pensons pas qu'une compétition intercellulaire joue spécialement entre les cellules normales et les cellules porteuses de mutations (hypothèse de la sélection diplontique (GAUL, 1961). Beaucoup de taux anormaux de disjonctions en $M_2$ s'expliquent bien si l'on considère que la diminution du taux de mutations dans les niveaux ontogéniques de plus en plus récents est due au fait que ces niveaux dérivent d'un nombre de plus en plus petit de cellules présentes au moment du traitement mutagène. Cette constatation ne peut qu'aller de pair avec celle de l'augmentation corrélative de la taille des secteurs mutés, observés dans les niveaux les plus récents. Si l'on admet une létalité cellulaire immédiate ou différée par rapport au traitement, pouvant affecter des cellules au hasard, l'étalement des cellules survivantes augmentera sans que l'une ou l'autre catégorie cellulaire soit statistiquement avantagée.

### 3. *Application à l'étude des mutants somatiques*

De même que certains mutants favorables ont permis de préciser des principes fondamentaux de l'étalement des filiations cellulaires dans la pousse feuillée, de même la connaissance de ces principes va permettre d'élaborer les bases de l'interprétation des comportements somatiques plus complexes observés chez d'autres mutants.

Il en est ainsi de l'étude des panachures à ségrégation somatique (DULIEU, 1967 *a*) des mutations à phénotype double et instable, des variations que l'on peut supposer être la conséquence d'échange entre chromosomes somatiques ou de la répartition inégale dans deux cellules-sœurs d'une information extranucléaire.

Dans le premier cas, les facteurs héréditaires peuvent être en nombre indéterminé et variable, étant redistribués aussi bien à chaque division cellulaire, homéotypique pour les chromosomes, qu'au cours des divisions réductionnelles.

Dans le second cas, il est nécessaire de savoir si les variations à partir d'un tissu porteur d'une mutation correspondent à un changement d'ordre héréditaire ou simplement phénotypique.

Dans le troisième cas, la juxtaposition de secteurs ou de plages à phénotype complémentaire est un argument en faveur de l'existence de ces mécanismes ; encore faut-il savoir quand et où des secteurs foliaires ou floraux sont les descendants de deux cellules-sœurs.

Le soma doit être considéré ici non pas seulement comme l'expression de la constitution génétique déterminée à la fécondation et considérée comme stable jusqu'à la méiose mais comme l'occasion de variations héréditaires. Pour l'étude de chacun de ces sujets, il est donc nécessaire de s'appuyer sur la généalogie des cellules somatiques.

*Reçu pour publication en novembre 1969.*

## REMERCIEMENTS

Ma reconnaissance va spécialement à M. Bugnon, Professeur de Botanique à la Faculté des sciences de Dijon, qui m'a efficacement conseillé et aidé au cours de la préparation de cette thèse et à M. Dommergues, pour son accueil au Laboratoire de Mutagenèse de l'INRA, à Dijon. MM. les Professeurs Arnal, Champagnat et Demarly m'ont fait l'honneur de juger publiquement ce travail en faisant partie du jury : je les remercie sincèrement.

## SUMMARY

### INDUCED SOMATIC MUTATIONS AND ONTOGENY

After recalling some general concepts on the shoot chimeras in Angiosperms, several questions are raised. They concern the repartition of the cell lineages existing between the different parts of a leaf primordium and between the sommital and peripheric zones of the apical meristem.

A method of marking the somatic cell lineages is proposed that consists in induction of chloroplast mutations by chemical treatment with ethyl methane sulfonate. The distribution of mutated sectors of a stable and homogen phenotype is observed, and assumed to be the lineage of a cell that was present earliest at the time of treatment.

An exemple of application to the leaf ontogeny is then given (*Nicotiana tabacum* L.). The generalization to other morphological types of leaves (peltated or with a cutted surface) allows to form a new conception of leaf ontogeny, that principally consists in the simultaneous multiplication of a more or less high number of cells of apical origin, with an essentially intercalary type of growth, firstly oriented, then diffusing during the stage when the limb grows in surface. The leaf results from an early division of the growth potentialities where no indifferentiated territories are maintained.

Two exemples of application to shoot ontogeny (*Linum grandiflorum* desf. and *Vicia faba* L. min.) are given. The principal observations concern the levels of appearance and disappearance of shoot mutated sectors, and also the modalities of these events ; they permit the following interpretations.

The mutated cell colonies induced by mutagen treatment at a definite stage, here the initiating germination, are displayed along the shoot depending on the structure and function of the terminal meristem.

That function is characterized by the distribution of the cell multiplication activity in the sommital and peripheric zones of the meristem, by the relative sizes of the initiums and of the apex, and by phyllotaxy. There is no permanent cell, even as a residual element in any one territory. The relative part of growth of the initiating zone and of the apex can be measured by the variation of the frequency of basipetal replacements of cell colonies by others, in relation to the leaf level.

Some conclusions are exposed, firstly regarding the now prevailing ideas in morphology and finally on the consequences they may involve in mutagenesis and in certain genetic studies.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BERGANN F., 1965. Wächst *Epilobium* mit Scheitelzellen. *Ber. Dtsch. Bot. gesellsch.*, **78** (9) 405-410 (traduction I. N. R. A. nº 818).

BALL E., 1950. Isolation, removal and attempted transplants of the central portion of the shootapex of *Lupinus albus* L. *Amer. J. Bot.*, **37**, 117-136.

BALL E., 1960. Cell divisions in living shoot apices. *Phytomorphology*, **10**, 377-396.

BARTELS F., 1961. Zur Entwicklung der Keimpflanze von *Epilobium hirsutum*. IV. Der Nachweis eines Scheitelzellenwachstums. *Flora*, **150**, 552-571.

BAUR E., 1909. Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der « Varietates albomarginatae hort » von *Pelargonium zonale*. *Z. indukt. Abstamm. Vererb. lehre*, **1**, 330-351.

BURK L. G., STEWART R. N., DERMEN H., 1964. Histogenesis genetics of a plastid-controlled chlorophyll variegation in tobacco. *Amer. J. Bot.*, **51** (7).

BUVAT R., 1952. Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques Dicotylédones. *Ann. Sci. nat. Bot.*, 11e s., **13**.

BUVAT R., 1955. Le méristème apical de la tige. *Ann. Biol.*, **31**, 596-656.

CLOWES F. A. L., 1961. *Apical Meristems*. 217 p. Blackwell Scientific Publication, Oxford.

CORRENS C., 1909. Verebungsversuche mit blass (gelb) grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa, Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. *Zschr. indukt. Abstamm. Vererb. lehre*, **1**, 291-329 (Gesemmelte Abh. 1924, 613-647), cité par HAGEMANN (1964).

CORRENS C., 1931. Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. VIII-XI. *S. ber. Preuss. Akad. Wiss.* (phys.-Math.) **11**, 1-31, cité par HAGEMANN (1964).

DERMEN H., 1945. The mechanism of colchicine induced cytohistological changes in cranberry. *Amer. J. Bot.*, **32**, 387-394.

DOMMERGUES P., 1962. La destinée de la cellule mutée : conséquences dans le cas des plantes à multiplication végétative et dans le cas des plantes à reproduction sexuée. IIIe *Congr. Eucarpia*, Paris, 115-139.

DULIEU H., 1967 *a*. Sur les différents types de mutations extranucléaires induites par le méthane sulfonate d'éthyle chez *Nicotiana tabacum* L. *Mutation Res.*, **4**, 177-189.

DULIEU H., 1967 *b*. Étude de la stabilité d'une déficience chlorophyllienne induite chez le Tabac par traitement au méthane sulfonate d'éthyle. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 339-355.

DULIEU H., 1968. Emploi des chimères chlorophylliennes pour l'étude de l'ontogénie foliaire. *Bull. sci. Bourgogne*, tome XXV, 1-60.

DULIEU H., 1969. Mutations somatiques chlorophylliennes induites et ontogénie caulinaire. *Bull. sci. Bourgogne* (Tiré à part 1-84).

ESAU L., 1965. *Plant Anatomy*, 2e éd. Publ. John Wiley and Sons, N. Y.

GAUL H., 1961. Studies on diplontic selection after X irradiations of barley seeds. *Proc. Symp. : Effects of ionizing radiation on seeds*, Karlsruhe 117-138.

GUTTENBERG H. V., 1960. Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen. *Handbuch der Pflanzenanatomie*, **8**, 1-313.

HAGEMANN R., 1964. *Plasmatische Vererbung* (*Genetik-Grundlage, Ergebnisse und Probleme in Einzeldarstellungen*). 270 p. Veb G. Fischer Verlag Jena.

HESLOT H., FERRARY R., LÉVY R., MONARD C., 1959. Recherches sur les substances mutagènes (halogéno-2 éthyle) amines, dérivés oxygénés de sulfure de *bis* (chloro-2 éthyle), ester sulfoniques et sulfuriques. *C. R. Acad. Sci.*, **248**, 729-732.

HOWARD H. W., 1961. Mericlinal chimeras in the potato variety Gladstone. *New Phytol.*, **60**, 388-392.

JÖRGENSEN C. A., CRANE M. B., 1927. Formation and morphology of *Solanum* chimeras. *J. Genet.*, **18**, 247-272.

KIRK J. T. O., TILNEY-BASSET R. A. E., 1965. *The plastids. Their chemistry, Structure, Growth and Inheritance*, 608 p., Ed. W. H. Freeman and Company, London.

KLOPFER K., 1965. Histogenetische Untersuchungen an Sprossscheitel der Kartoffel. *Flora* (abt. B), **156**, 50-77.

LANCE A., 1952. Sur la structure et le fonctionnement du point végétatif de *Vicia faba* L. *Ann. Sci. nat. Bot.*, 11e s., **13**, 301-339.

LOISEAU J. E., 1960. Application des techniques de microchirurgie à l'étude expérimentale des méristèmes caulinaires. *Ann. Biol.*, **36**, 249-304.

LOISEAU J. E., 1962. Activité mitotique des cellules superficielles du sommet végétatif caulinaire. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 14-23.

NEWMANN I. V., 1956. Pattern in meristems of vascular plants. I. Cell partition in living apices and in the cambial zone in relation to the concepts of initial cells and apical cells. *Phytomorphology*, **6**, 1-19.

PARTANEN C. R., GIFFORD Jr E. M., 1958. Application of autoradiographic techniques to studies of shoot apices. *Nature*, **182**, 1747-1748.

PLANTEFOL L., 1946 et 1947. Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. La théorie des hélices foliaires multiples. *Ann. Sci. nat. Bot.*, 11e s., **7**, 158-229 (1946) et **8**, 1-66 (1947).

POPHAM R. A., 1951. Principal types of vegetative shoot apex organization in vascular plants. *Ohio J. Sci.*, **51**, 249-270.

SATINA S., BLAKESLEE A. F., AVERY A. G., 1940. Demonstration of the three germ layers in the shoot apex of Datura by means of induced polyploïdy in periclinal chimeras. *Amer. J. Bot.*, **27**, 895-905.

SATINA S., BLAKESLEE A. F., 1941. Periclinal chimeras in *Datura Stramonium* in relation to development of leaf and flower. *Amer. J. Bot.*, **28**, 862-871.

SCHMIDT A., 1924. Histologische Studien an Phanerogamen Vegetationspunkten. *Bot. Arch.*, **9**, 345-404.

SOMA K., BALL E., 1964. Studies of the surface growth of the shoot apex of *Lupinus albus*. *Brookhaven Symp. Biol.*, **16**, 13-45.

TILNEY-BASSET R. A. E., 1963. The structure of periclinal chimeras. I. The analysis of periclinal chimeras. *Heredity*, **18**, 3, 265-285.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, 20 (1), 45-77.

# COMPARAISON DU RYTHME SAISONNIER DE CROISSANCE DE DEUX GRAMINÉES PÉRENNES : *FESTUCA ARUNDINACEA* SCHREB. (*CV. S. 170*) et *PHLEUM PRATENSE* L. (CV. *MÉLUSINE*)

P. JACQUARD

avec la collaboration technique de J.-P. BESSAC et A. SAUVION

*Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86 - Lusignan*
*Institut national de la Recherche agronomique*

---

RÉSUMÉ

La présente étude a pour objet, compte tenu de considérations générales sur les variations saisonnières de croissance, de comparer le rythme de croissance de deux graminées : *Festuca arundinacea* et *Phleum pratense*, au cours de trois années de végétation. Pour chaque espèce, à partir du rendement en matière sèche à l'hectare à chaque coupe, on a établi la courbe d'évolution des vitesses de croissance. Le dépouillement des résultats de l'expérience montre qu'il est non seulement possible de décrire avec précision un rythme de croissance chez les graminées pérennes, mais aussi de relier cette variabilité à certains facteurs du milieu.

---

## INTRODUCTION

Il est devenu banal de dire que l'on observe des variations saisonnières de la croissance chez les végétaux, même chez les espèces annuelles. Chez les graminées pérennes, ces variations donnent lieu à l'établissement de phénomènes rythmés ou cycliques, un rythme étant défini comme un changement physiologique ayant une valeur statistique et dont la récurrence présente un caractère ondulatoire à paramètres constants (HALBERG, 1969).

Par contre, la description précise de ces rythmes a été encore peu entreprise (RAPPE, 1963 *a* et *b*) malgré l'intérêt que présente, aussi bien sur les plans fondamentaux qu'appliqués, une connaissance approfondie, en particulier, du rythme d'activité photosynthétique en fonction de la distribution saisonnière de l'énergie solaire (COOPER, 1969).

Pour toute « analyse de croissance », il est important de choisir la formule qui est appropriée aux conditions expérimentales imposées (RADFORD, 1967). En effet, on peut envisager soit le calcul de moyennes pendant des intervalles de temps donnés soit un tracé continu. Dans la présente étude, les résultats sont exprimés en vitesse de croissance, *growth rate* des Anglo-Saxons, ou vitesse de croissance des parties récoltables, *crop growth rate* des Anglo-Saxons (VCPR), qui sont dans ce cas les parties aériennes, paramètre déduit du poids (en matière sèche) de matériel végétal présent (P), selon la formule :

$$\text{VCPR} = \frac{dP}{dt}$$

à partir de mesures discontinues de la variable P :

$$\overline{\text{VCPR}} = \frac{P_2 - P_1}{t_2 - t_1}$$

La vitesse ainsi définie est ramenée à l'unité de surface (kg/ha/jour de M. S.). Une autre approche consiste à rechercher des fonctions quadratiques (paraboles) du type :

$$P = a + bt + ct^2$$

Les avantages d'une telle méthode d'analyse de la croissance sont que :

1. L'unique hypothèse est que les courbes décrivent parfaitement la relation P × temps ;

2. Cette technique de régression permet d'utiliser l'information de nombreuses récoltes.

C'est cependant la première méthode, plus traditionnelle, qui a été utilisée dans ce travail car le dispositif expérimental employé ne permettait pas de connaître la forme de la croissance. Elle consiste à établir des séquences de coupes afin de déterminer les courbes d'évolution de la production (ORBEA et CARILLO, 1969).

En effet, bien que l'on puisse obtenir des estimations de la conversion potentielle d'énergie d'une végétation de graminées en intégrant le taux de croissance maximal sur la totalité de l'année, son exploitation étant *modulée*, il est préférable de connaître le rythme de cette production. C'est ainsi que :

1° au printemps, l'accroissement journalier de production de matière sèche est de 2 kg/ha (ANSLOW et GREEN, 1967). C'est une fonction du premier degré liant le poids (P) à l'énergie disponible et au stade de croissance, ceci n'étant vrai que dans la phase quasi linéaire de la sigmoïde ;

2° à la mi-été, la production varie surtout avec l'année ;

3° enfin, à partir d'août, le taux de production diminuerait, toujours selon ces auteurs.

D'autre part, le rendement des graminées, en seconde coupe, varie entre espèces, le classement s'établissant ainsi, par ordre décroissant : *Poa pratensis*, *Alopecurus pratensis*, *Lolium perenne*, *Phleum pratense*, par exemple (SIMON, 1964). Enfin il est probable que le niveau de fertilité du sol, lorsqu'il est faible, accentue ces différences entre espèces. D'ailleurs, si ORBEA et CARRILLO (1969) n'ont pas trouvé d'effet sur le comportement moyen de trois types de sol, RAPPE (1968), dans ses expériences,

constate une influence du substrat (sol ou solution nutritive) sur la position dans le temps des maxima et minima de production.

La présente étude a pour objet, compte tenu de ces considérations, la comparaison du rythme de croissance de deux graminées aussi différentes, biologiquement, que *Festuca arundinacea* SCHREB, et *Phleum pratense* L. Au cours de trois années, le choix des espèces dans les programmes de sélection peut en effet bénéficier d'une bonne connaissance de la production saisonnière des espèces fourragères existantes et des limites au-delà desquelles elles deviennent incapables de convertir l'énergie disponible et les éléments nutritifs (SLAATS et coll., 1964).

Le temps n'étant pas la seule variable explicative du rythme de croissance (lequel est probablement lié également à la température du sol, — moyenne — maximale et minimale, à l'eau disponible au cours de la croissance à chaque instant, à l'énergie radiative ou bilan énergétique), on a recherché la part jouée par certains de ces facteurs dans les variations de la croissance.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'expérience réalisée de 1966 à 1968 sur un semis de 1965, comportait les variables suivantes:

1. *Espèces* (*Festuca arundinacea* cv. S. 170, et *Phleum pratense* cv. Mélusine) .

2. *Dates de première coupe* (cinq pour la Fétuque élevée, neuf pour la Fléole), les prélèvements ultérieurs étant réalisés tous les 35 jours (tabl. 1), le *dispositif* était du type bloc à répartition

TABLEAU I

*Dates de première coupe des différents traitements par espèces et par années*

| Années | Traitements | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Fétuque élevée | | | | | Fléole | | | | | | | | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
| 1966 | 4/4 | 13/4 | 20/4 | 26/4 | 2/5 | 13/4 | 20/4 | 26/4 | 2/5 | 11/5 | 17/5 | 25/5 | 1/6 | 8/6 |
| 1967 | 3/4 | 10/4 | 17/4 | 24/4 | 2/5 | 10/4 | 17/4 | 24/4 | 2/5 | 8/5 | 16/5 | 22/5 | 25/5 | 5/6 |
| 1968 | 3/4 | 10/4 | 17/4 | 24/4 | 30/4 | 10/4 | 17/4 | 24/4 | 30/4 | 8/5 | 15/5 | 22/5 | 29/5 | 5/6 |

aléatoire (4 répétitions), en parcelles de 12,50 m². Les données recueillies ont été : le rendement en matière sèche et le stade de développement aux premières interventions. Une *alimentation azotée* régulière fut assurée par apports, mensuels en hiver (30 kg/ha), hebdomadaires pendant la période de croissance (7 kg/ha/semaine). On peut donc estimer que les résultats ont été obtenus en l'absence d'effet « azote » limitant. On pensait pouvoir aussi conduire l'expérience en contrôlant également la variable *eau*. En fait, l'obstacle principal à la mise en œuvre de ce contrôle a résidé dans l'absence d'installations adéquates.

## RÉSULTATS

### 1. *Festuca arundinacea*

A partir du rendement en matière sèche (kg/ha) à chaque coupe, il a éte possible d'établir des graphiques des rendements annuels cumulés par traitements (fig. 1). Tous les points correspondant aux différentes dates de première coupe ont été joints puisqu'ils représentent l'évolution d'un premier cycle non perturbé. La figure 2 représente la courbe d'évolution des vitesses de croissance, entre coupes, en kg par hectare, par jour de matière sèche (1).

Pour construire ce deuxième graphique, chaque vitesse a été rapportée à la date représentant le point médian entre deux prélèvements, dans un premier temps, puis une courbe a été tracée à partir des moyennes cumulées de trois données successives : on obtient ainsi une expression « amortie » des variations d'échantillonnage.

Un système de tracé discontinu a été adopté à la suite des travaux de la section *Physiologie de l'exploitation des graminées* du groupe de travail *Plantes fourragères* de l'I. N. R. A. En effet, la courbe des vitesses de croissance est très irrégulière au printemps, si l'on compare des dates de première coupe très différentes. La première partie de chaque courbe correspond au premier cycle de végétation (cycle reproductif), non perturbé par une exploitation. La montaison se déroule normalement. Les vitesses

TABLEAU 2

*Analyse statistique du rendement total annuel* (t/ha de M. S.) *de la Fétuque élevée en fonction des traitements*

Stade B = apparition des glumes sur le bourrelet de l'épillet

| Traitements | 1966 | | 1967 | | 1968 | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Stade à la 1re coupe et (ou) hauteur de la tige (mm) | Rendement | Stade à la 1re coupe | Rendement | Stade à la 1re coupe | Rendement |
| 1 | B, 25 | 13,13 | fin B, 30 | 11,02 | 20 | 11,41 |
| 2 | B, 90 | 12,54 | 47 | 10,26 | 25 | 12,76 |
| 3 | Début épiaison | 11,88 | 70 | 10,29 | 60 | 13,06 |
| 4 | Épiaison | 12,63 | 115 | 10,43 | 179 | 13,88 |
| 5 | Épiaison + 7 jours | 14,49 | 155 | 12,48 | Épiaison | 12,63 |
| Signification (%) | | P = 0,1 | | P = 5,0 | | P = 0,5 |
| P. p. d. s. 5 p. 100 | | 0,86 | | 1,55 | | 0,91 |

(1) Sur tous les graphiques de vitesse de croissance, on aurait pu reporter la parallèle à l'axe d'ordonnée 50 kg/ha/jour. Une telle production de matière sèche permet d'obtenir un rendement de 1,5 t/ha en 30 jours, soit, pour une durée de pâturage de 10 jours, 15 kg pour 100 m², ce qui reviendrait à allouer cette surface, quotidiennement, à une vache laitière ayant des besoins de 12 kg de M. S., ce chargement instantané semblant raisonnable.

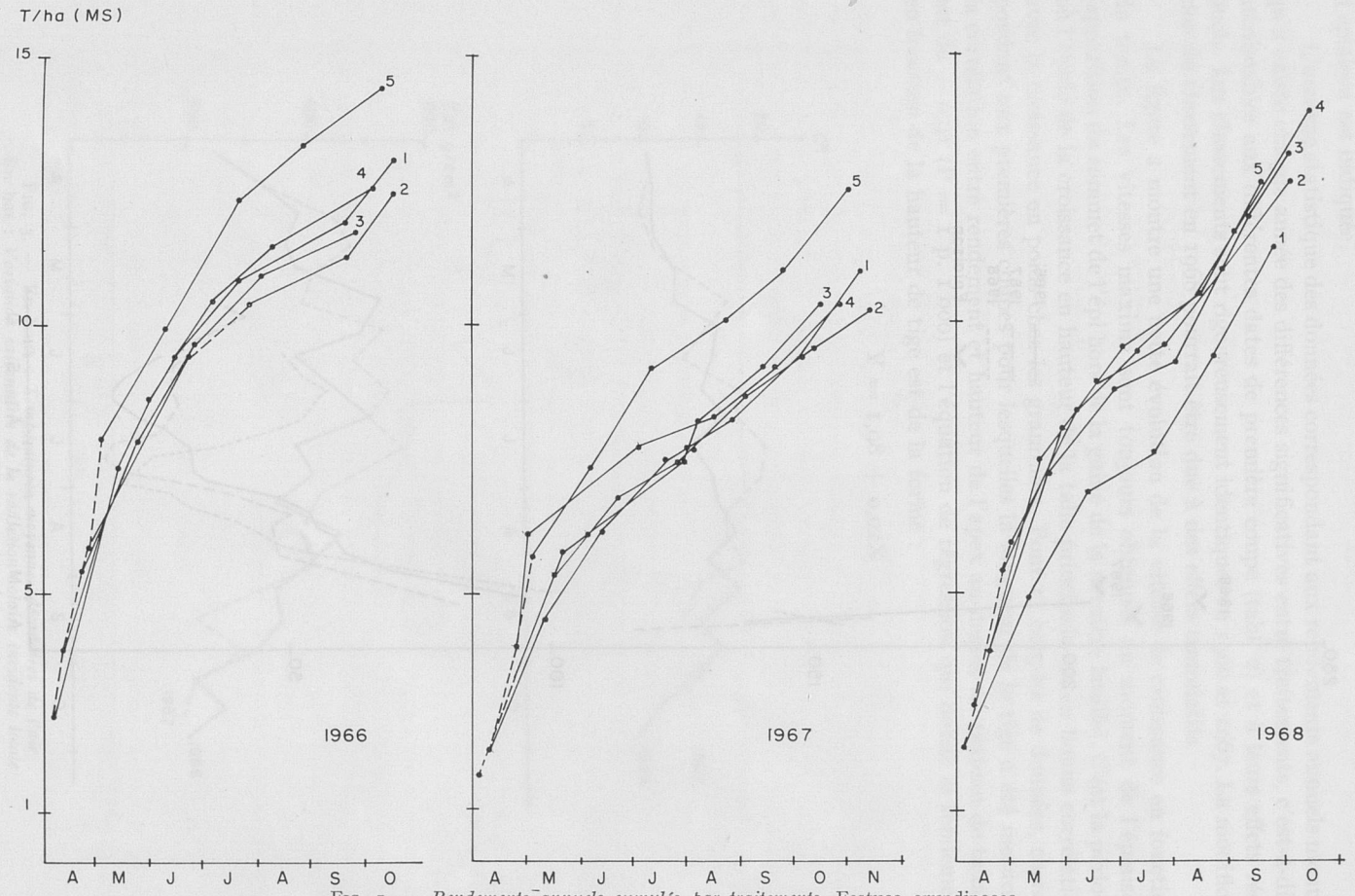



FIG. 1. — *Rendements annuels cumulés par traitements*, Festuca arundinacea

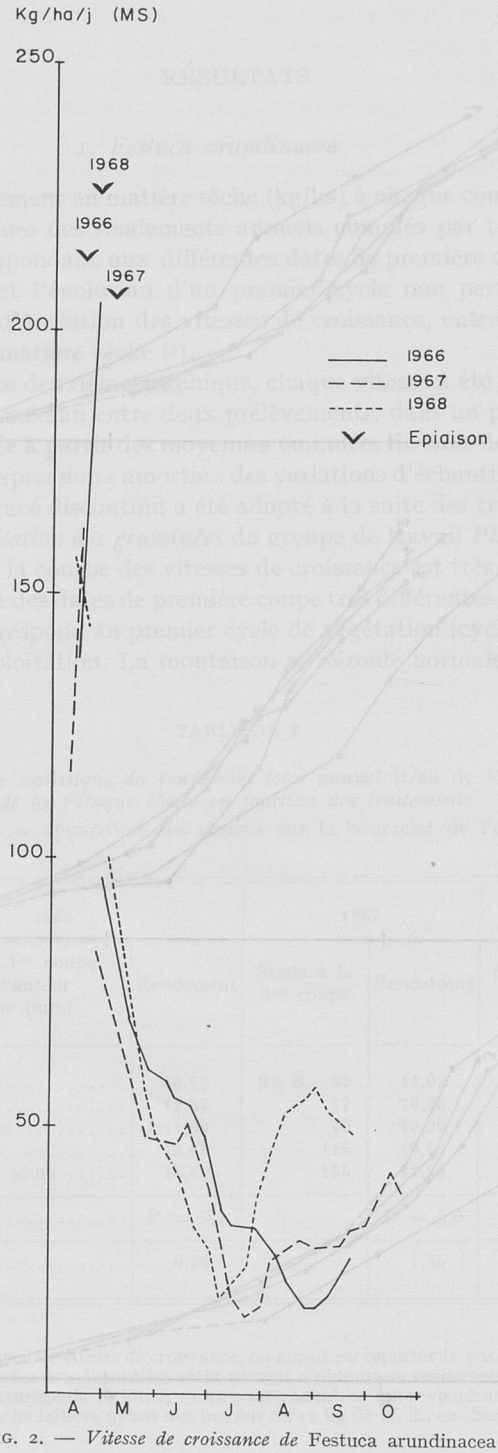



FIG. 2. — *Vitesse de croissance de* Festuca arundinacea

sont très élevées. La seconde partie se rapporte aux repousses feuillues. La période d'épiaison est indiquée.

L'analyse statistique des données correspondant aux rendements annuels montre qu'il existe chaque année des différences significatives entre traitements, c'est-à-dire attribuables aux différentes dates de première coupe (tabl. 2) et à leurs effets résiduels. Les classements sont rigoureusement identiques en 1966 et 1967. La modification du classement en 1968 pourrait être due à des effets cumulatifs.

La figure 2 montre une nette évolution de la vitesse de croissance en fonction du temps. Les vitesses maxima sont toujours obtenues au moment de l'épiaison (apparition du sommet de l'épi hors de la gaine de la dernière feuille). C'est la période où l'étude de la croissance en hauteur de la talle principale est en bonne corrélation avec la croissance en poids chez les graminées. Pour 11 couples de données, correspondant aux premières coupes pour lesquelles la longueur de la tige a été mesurée, la corrélation entre rendement et hauteur de l'apex au-dessus du plateau de tallage est de + 0,91 (P = 1 p. 1 000) et l'équation de régression qui donne le rendement en fonction de la hauteur de tige est de la forme :

$$Y = 1{,}98 + 0{,}02X$$

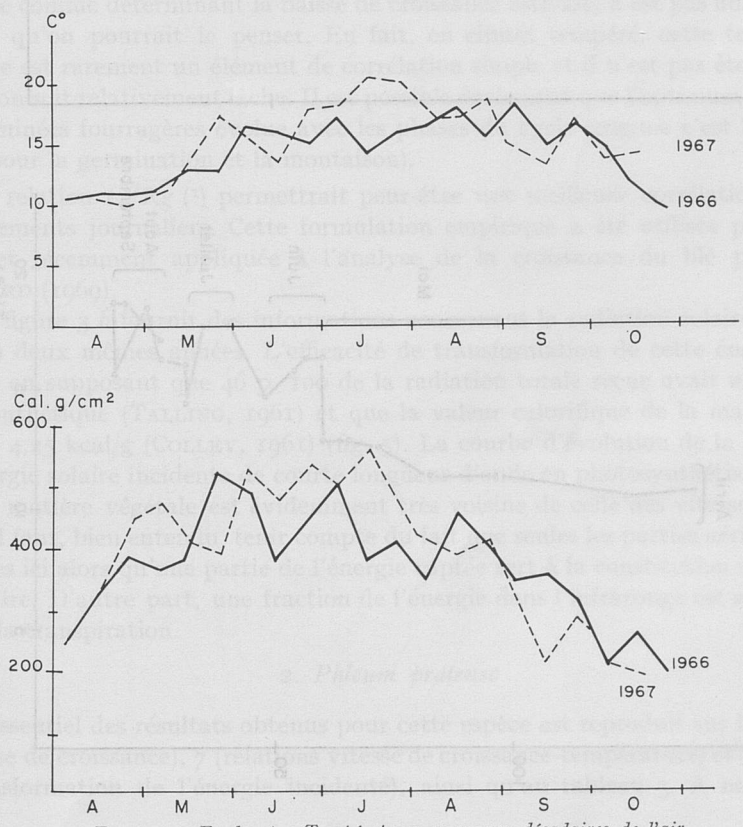



FIG. 3. — En haut : *Températures moyennes décadaires de l'air*
En bas : *Variation saisonnière de la radiation solaire incidente totale*
(moyenne journalière par décade)

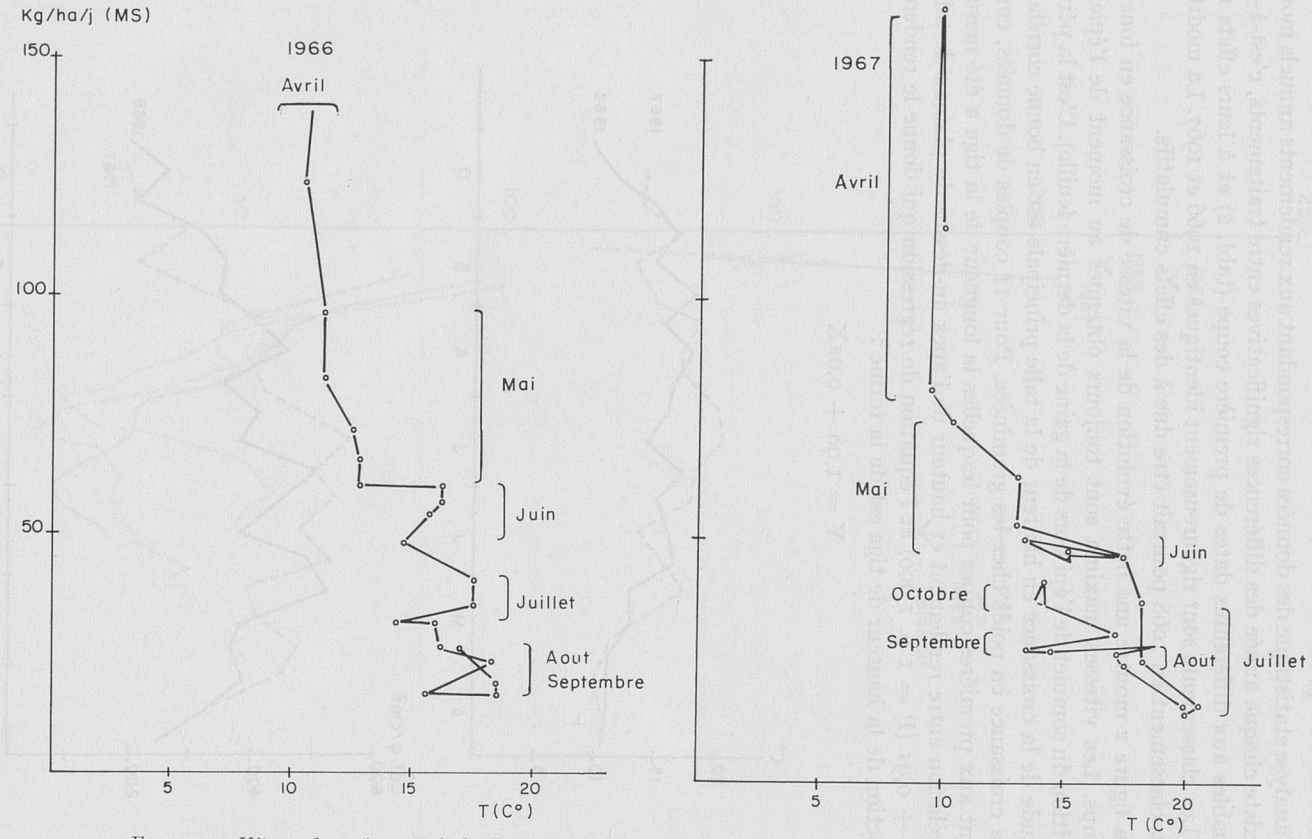



FIG. 4. — *Vitesse de croissance de la Fétuque élevée en fonction de la température moyenne de la décade correspondante*

Les rendements exceptionnellement élevés, relevés en avril, sont surtout liés à l'évolution morphologique du végétal, mais ils dépendent également en partie de l'énergie reçue *précédemment*, laquelle permet un démarrage très rapide quand les conditions thermiques sont favorables à une croissance hâtive, cette croissance se réalisant aux dépend des réserves accumulées dans les racines, lesquelles représentent 40 p. 100 de la matière sèche d'une plante à la fin du tallage. Par la suite, lors de la repousse des graminées pérennes, le rôle joué par les réserves est beaucoup moins important.

Les prélèvements étaient trop peu nombreux pour analyser le comportement de la Fétuque élevée au cours de la phase printanière de croissance. Par contre, on a une image précise des vitesses de croissance en repousse végétative (uniquement formée de limbes et de gaines). Une remontée de la vitesse de croissance se manifeste toujours en fin d'été-début automne. Elle tend alors à se rapprocher de la valeur 50 kg/ha/jour (et à l'atteindre en 1968) qui correspond à l'optimum pour l'obtention d'une herbe de qualité, c'est-à-dire jeune.

La figure 3 *a* donne les caractéristiques de température de deux des années d'observations. On peut ainsi rapprocher les vitesses de croissance des températures moyennes (fig. 4) et s'apercevoir que la valeur explicative de cette dernière, souvent invoquée comme déterminant la baisse de croissance estivale, n'est pas aussi prépondérante qu'on pourrait le penser. En fait, en climat tempéré, cette température moyenne est rarement un élément de corrélation simple et il n'est pas étonnant que la relation soit relativement lâche. Il est possible également que l'optimum thermique des graminées fourragères évolue avec les phases du cycle (comme c'est le cas chez le blé, pour la germination et la montaison).

La relation $t\sqrt{Rg}$ [1] permettrait peur-être une meilleure corrélation avec les accroissements journaliers. Cette formulation empirique a été utilisée par Geslin (1944) et récemment appliquée à l'analyse de la croissance du blé par Baldy et Jonard (1969).

La figure 3 *b* fournit des informations concernant la radiation solaire incidente pour les deux mêmes années. L'efficacité de transformation de cette énergie a été calculée en supposant que 46 p. 100 de la radiation totale reçue avait une activité photosynthétique (Talling, 1961) et que la valeur calorifique de la matière sèche était de 4,25 kcal/g (Colley, 1961) (fig. 5). La courbe d'évolution de la conversion de l'énergie solaire incidente de courte longueur d'onde en photosynthétisats stockés dans la matière végétale est évidemment très voisine de celle des vitesses de croissance. Il faut, bien entendu, tenir compte du fait que seules les parties aériennes sont comptées ici alors qu'une partie de l'énergie captée sert à la constitution du système radiculaire. D'autre part, une fraction de l'énergie dans l'infrarouge est aussi nécessaire à la transpiration.

### 2. *Phleum pratense*

L'essentiel des résultats obtenus pour cette espèce est reproduit sur les figures : 6 (vitesse de croissance), 7 (relations vitesse de croissance-température) et 8 (efficacité de transformation de l'énergie incidente), ainsi qu'au tableau 3. A nouveau, les

[1] $t$ = température moyenne ; $Rg$ = rayonnement global.

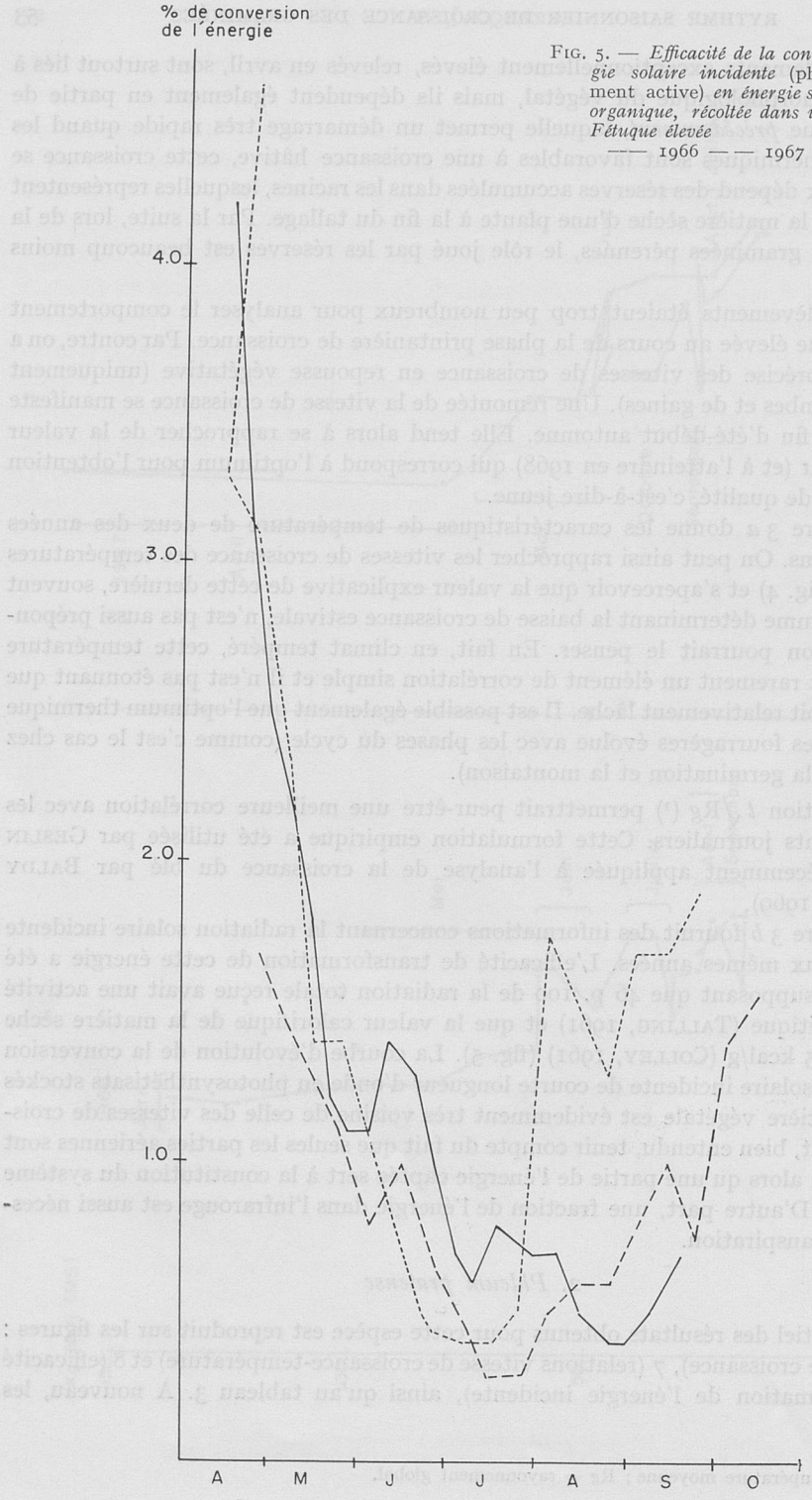



FIG. 5. — *Efficacité de la conversion de l'énergie solaire incidente* (photosynthétiquement active) *en énergie stockée sous forme organique, récoltée dans une végétation de Fétuque élevée*
—— 1966 —— 1967 --- 1968

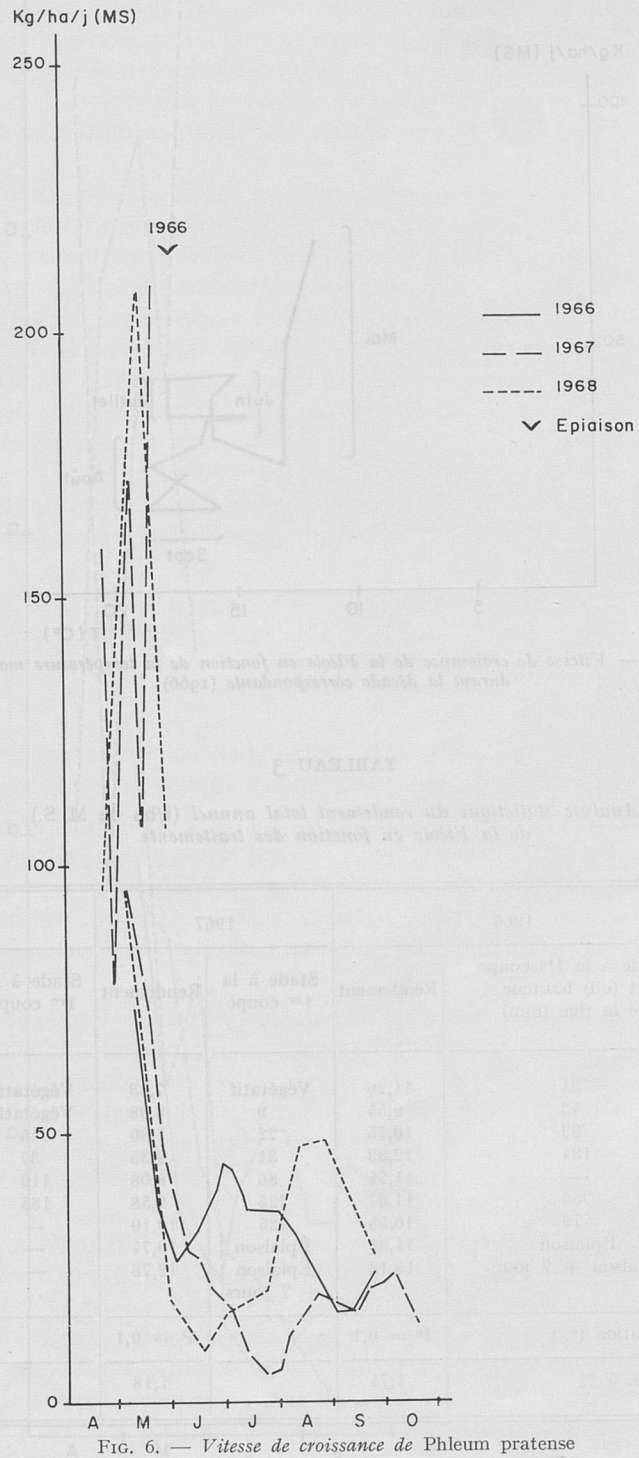



FIG. 6. — *Vitesse de croissance de* Phleum pratense

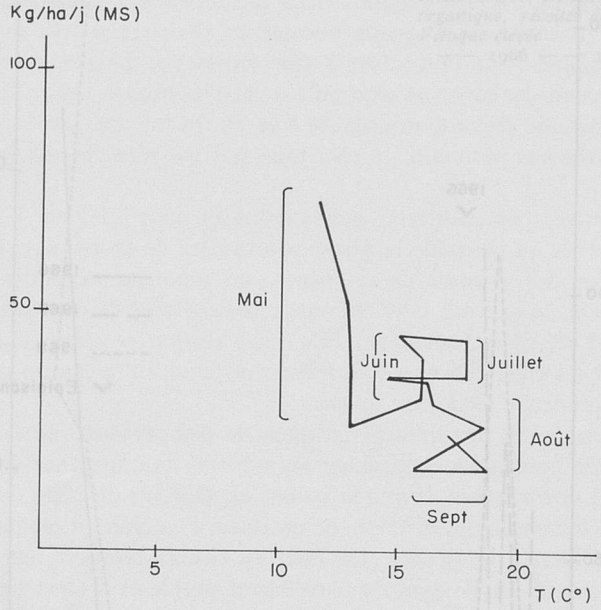



FIG. 7. — *Vitesse de croissance de la Fléole en fonction de la température moyenne durant la décade correspondante* (1966)

TABLEAU 3

*Analyse statistique du rendement total annuel* (t/ha de M. S.) *de la Fléole en fonction des traitements*

| Traitements | 1966 | | 1967 | | 1968 | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Stade à la 1re coupe et (ou) hauteur de la tige (mm) | Rendement | Stade à la 1re coupe | Rendement | Stade à la 1re coupe | Rendement |
| 6 | 31 | 11,26 | Végétatif | 7,83 | Végétatif | 9,66 |
| 7 | 43 | 9,54 | 9 | 8,08 | Végétatif | 9,50 |
| 8 | 99 | 10,75 | 22 | 7,80 | 15 | 9,50 |
| 9 | 184 | 12,33 | 31 | 9,35 | 37 | 8,75 |
| 10 | — | 11,74 | 86 | 8,08 | 110 | 9,50 |
| 11 | 356 | 11,07 | 225 | 9,58 | 185 | 11,63 |
| 12 | 479 | 10,55 | 425 | 10,10 | — | 12,65 |
| 13 | Épiaison | 11,39 | Épiaison | 10,74 | — | 13,00 |
| 14 | Épiaison + 7 jours | 15,12 | Épiaison + 7 jours | 12,78 | — | 12,44 |
| Signification (%) | | P = 0,1 | | P = 0,1 | | P = 0,1 |
| P. pds. 5 % | | 1,74 | | 1,18 | | 1,17 |

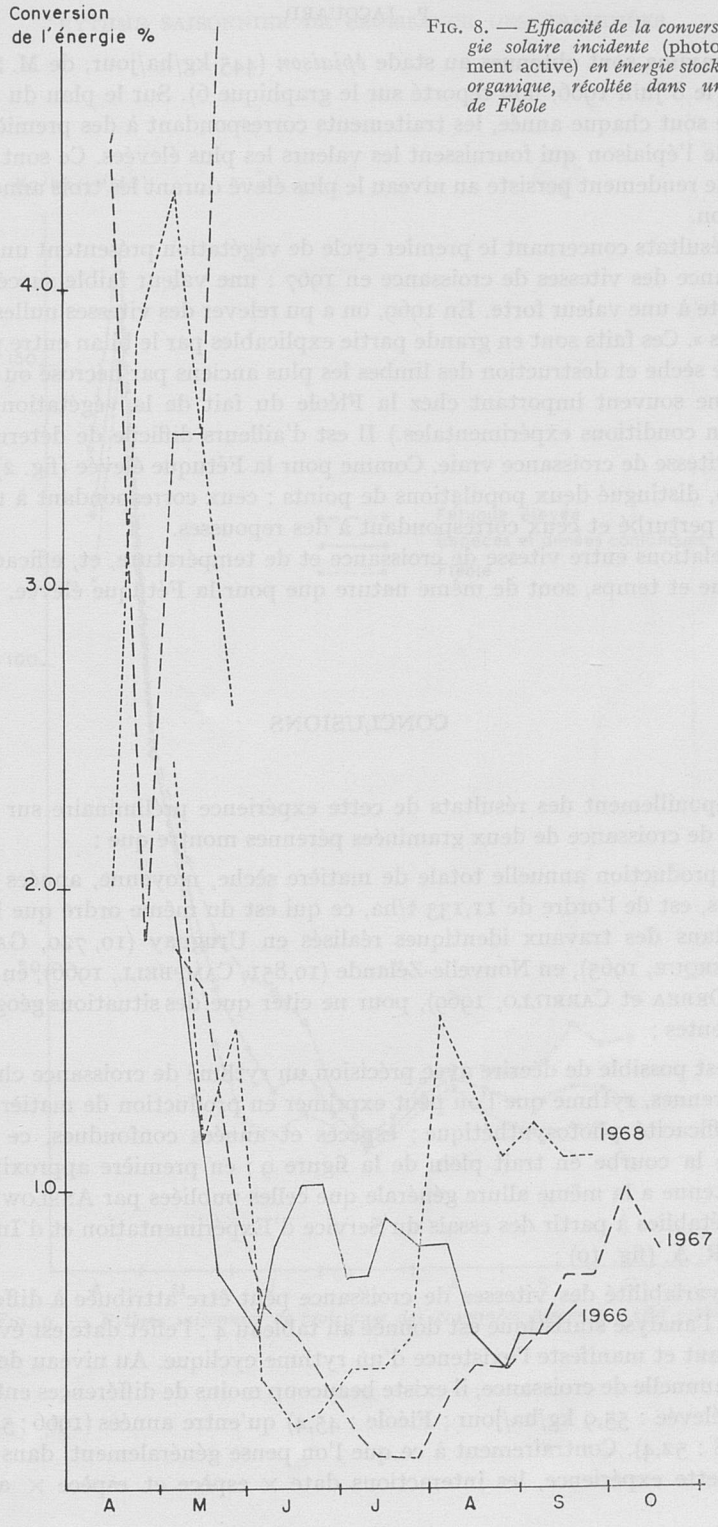



FIG. 8. — *Efficacité de la conversion de l'énergie solaire incidente* (photosynthétiquement active) *en énergie stockée sous forme organique, récoltée dans une végétation de Fléole*

vitesses maxima sont obtenues au stade *épiaison* (445 kg/ha/jour, de M. S., entre le 25 mai et le 8 juin 1966, non reporté sur le graphique 6). Sur le plan du rendement annuel, ce sont chaque année, les traitements correspondant à des premières coupes voisines de l'épiaison qui fournissent les valeurs les plus élevées. Ce sont également eux dont le rendement persiste au niveau le plus élevé durant les trois années d'expérimentation.

Les résultats concernant le premier cycle de végétation présentent une tendance à l'alternance des vitesses de croissance en 1967 : une valeur faible succédant deux fois de suite à une valeur forte. En 1969, on a pu relever des vitesses nulles et mêmes « négatives ». Ces faits sont en grande partie explicables par le bilan entre production de matière sèche et destruction des limbes les plus anciens par nécrose ou pourriture (phénomène souvent important chez la Fléole du fait de la végétation très dense obtenue en conditions expérimentales.) Il est d'ailleurs difficile de déterminer dans ce cas la vitesse de croissance vraie. Comme pour la Fétuque élevée (fig. 2), on a, sur la figure 6, distingué deux populations de points : ceux correspondant à un premier cycle non perturbé et ceux correspondant à des repousses.

Les relations entre vitesse de croissance et de température, et, efficacité photosynthétique et temps, sont de même nature que pour la Fétuque élevée.

## CONCLUSIONS

Le dépouillement des résultats de cette expérience préliminaire sur le rythme saisonnier de croissance de deux graminées pérennes montre que :

1. la production annuelle totale de matière sèche, moyenne, années et espèces confondues, est de l'ordre de 11,133 t/ha, ce qui est du même ordre que les valeurs relevées dans des travaux identiques réalisés en Uruguay (10, 720, GARDNER et ALBURQUERQUE, 1965), en Nouvelle-Zélande (10,851, CAMPBELL, 1966), en Argentine (11, 734, ORBEA et CARRILLO, 1969), pour ne citer que des situations géographiques très différentes ;

2. il est possible de décrire avec précision un rythme de croissance chez les graminées pérennes, rythme que l'on peut exprimer en production de matière sèche ou bien en efficacité photosynthétique ; espèces et années confondues, ce rythme a l'allure de la courbe en trait plein de la figure 9 ; en première approximation, la courbe obtenue a la même allure générale que celles publiées par ANSLOW et GREEN (1967) ou établies à partir des essais du Service d'Expérimentation et d'Information de l'I. N. R. A. (fig. 10) ;

3. la variabilité des vitesses de croissance peut être attribuée à différents facteurs dont l'analyse statistique est donnée au tableau 4 : l'effet date est évidemment prépondérant et manifeste l'existence d'un rythme cyclique. Au niveau de la vitesse moyenne annuelle de croissance, il existe beaucoup moins de différences entre espèces (Fétuque élevée : 55,9 kg/ha/jour ; Fléole : 45,4) qu'entre années (1966 : 54,5 ; 1967 : 31,9 ; 1968 : 52,4). Contrairement à ce que l'on pense généralement, dans les conditions de cette expérience, les interactions date × espèce et espèce × année sont

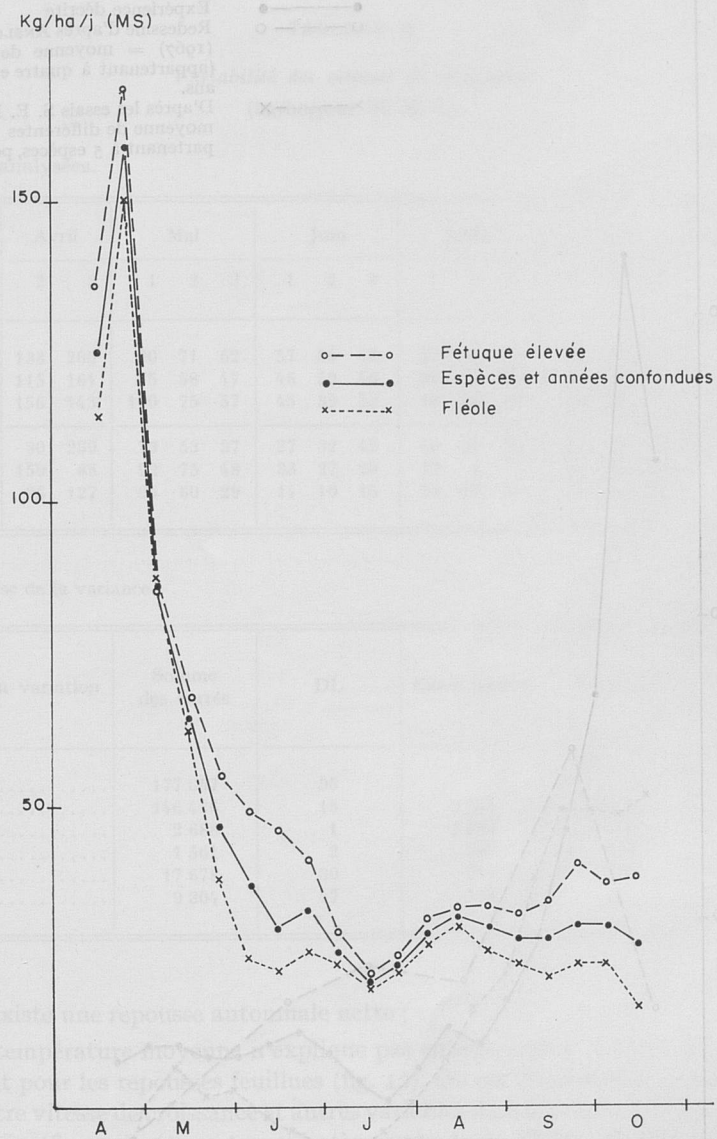



FIG. 9. — *Rythme saisonnier de croissance des graminées pérennes : effet espèce*

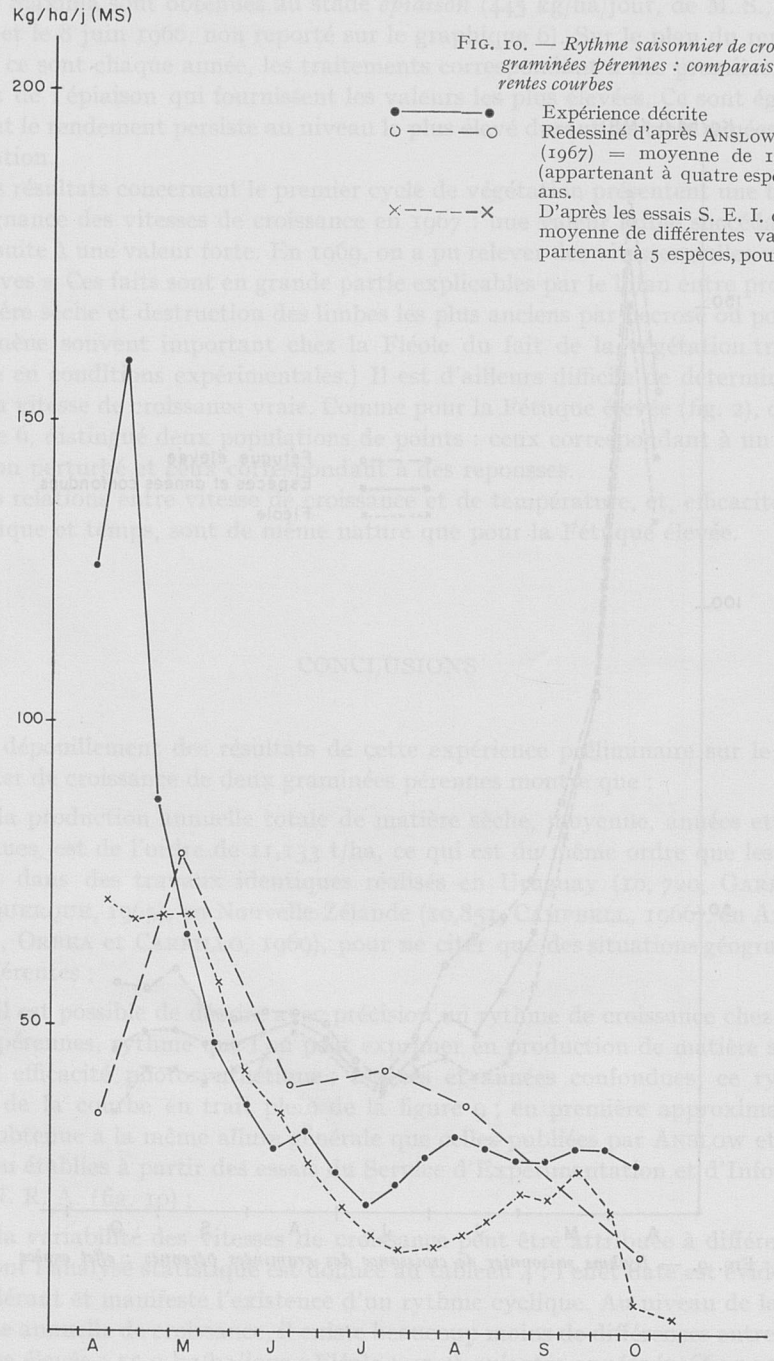



FIG. 10. — *Rythme saisonnier de croissance des graminées pérennes : comparaison de différentes courbes*

●———● Expérience décrite

○ — — — ○ Redessiné d'après ANSLOW et GREEN (1967) = moyenne de 10 variétés (appartenant à quatre espèces) sur 3 ans.

×– – – –× D'après les essais S. E. I. de 1964 = moyenne de différentes variétés (appartenant à 5 espèces, pour 13 lieux).

négligeables (non significatives au point 25 p. 100, elles ont été introduites dans la résiduelle) ; par contre, l'interaction date × année est fort importante (fig. 11) ;

4. la variabilité est maximum en fin de période estivale ;

TABLEAU 4

*Variabilité des vitesses de croissance*
(kg/ha/jour de M. S.)

*a*) Données analysées.

| Mois | | Avril | | Mai | | | Juin | | | Juillet | | | Août | | | Septembre | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Décade | | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 11 | 2 | 3 | 1 | 2 |
| Fét. élevée | 1966 | 138 | 205 | 90 | 71 | 62 | 57 | 54 | 48 | 37 | 31 | 31 | 26 | 22 | 16 | 17 | 25 |
| | 1967 | 115 | 161 | 75 | 58 | 47 | 46 | 50 | 46 | 31 | 16 | 15 | 24 | 26 | 28 | 27 | 27 |
| | 1968 | 156 | 143 | 100 | 75 | 57 | 45 | 39 | 29 | 18 | 20 | 29 | 43 | 52 | 55 | 53 | 50 |
| Fléole | 1966 | 90 | 239 | 73 | 53 | 37 | 27 | 32 | 42 | 40 | 36 | 36 | 31 | 26 | 18 | 17 | 17 |
| | 1967 | 159 | 88 | 92 | 75 | 48 | 33 | 27 | 20 | 13 | 8 | 5 | 12 | 17 | 20 | 17 | 17 |
| | 1968 | 96 | 127 | 95 | 60 | 29 | 14 | 10 | 15 | 18 | 18 | 27 | 39 | 47 | 46 | 39 | 33 |

*b*) Analyse de la variance.

| Origine de la variation | Somme des carrés | DL | Carré moyen | F calculé | Seuil de signification (%) |
|---|---|---|---|---|---|
| Total | 177 657 | 95 | | | |
| Dates (D) | 146 426 | 15 | 9 762 | 49,30 | 0,1 |
| Espèces (E) | 2 688 | 1 | 2 688 | 13,58 | 0,1 |
| Années (A) | 1 561 | 2 | 780 | 3,94 | 5 |
| D × A | 17 678 | 30 | 589 | 2,97 | 0,1 |
| Résiduelle | 9 304 | 47 | 198 | | |

5. il existe une repousse automnale nette ;

6. la température moyenne n'explique pas entièrement le rythme de croissance, notamment pour les repousses feuillues (fig. 12). On est donc amené à rechercher les liaisons entre vitesse de croissance et autres variables du milieu ambiant (par décades): pluviométrie (fig. 13), évapo-transpiration potentielle (ETP calculée selon la formule de TURC, fig. 14), déficit hydrique (pluviométrie-ETP, fig. 15) et bilan hydrique (différence entre la réserve facilement utilisable du sol, soit 120 mm, et le déficit, fig. 16), température du sol à 10 cm de profondeur, etc... L'examen des diagrammes de dispersion montre qu'il n'y a pas de liaison entre vitesse de croissance et pluviométrie ; par contre, la liaison est particulièrement intense entre croissance et bilan hydrique. Certaines droites de régression ont été calculées et reportées sur les figures

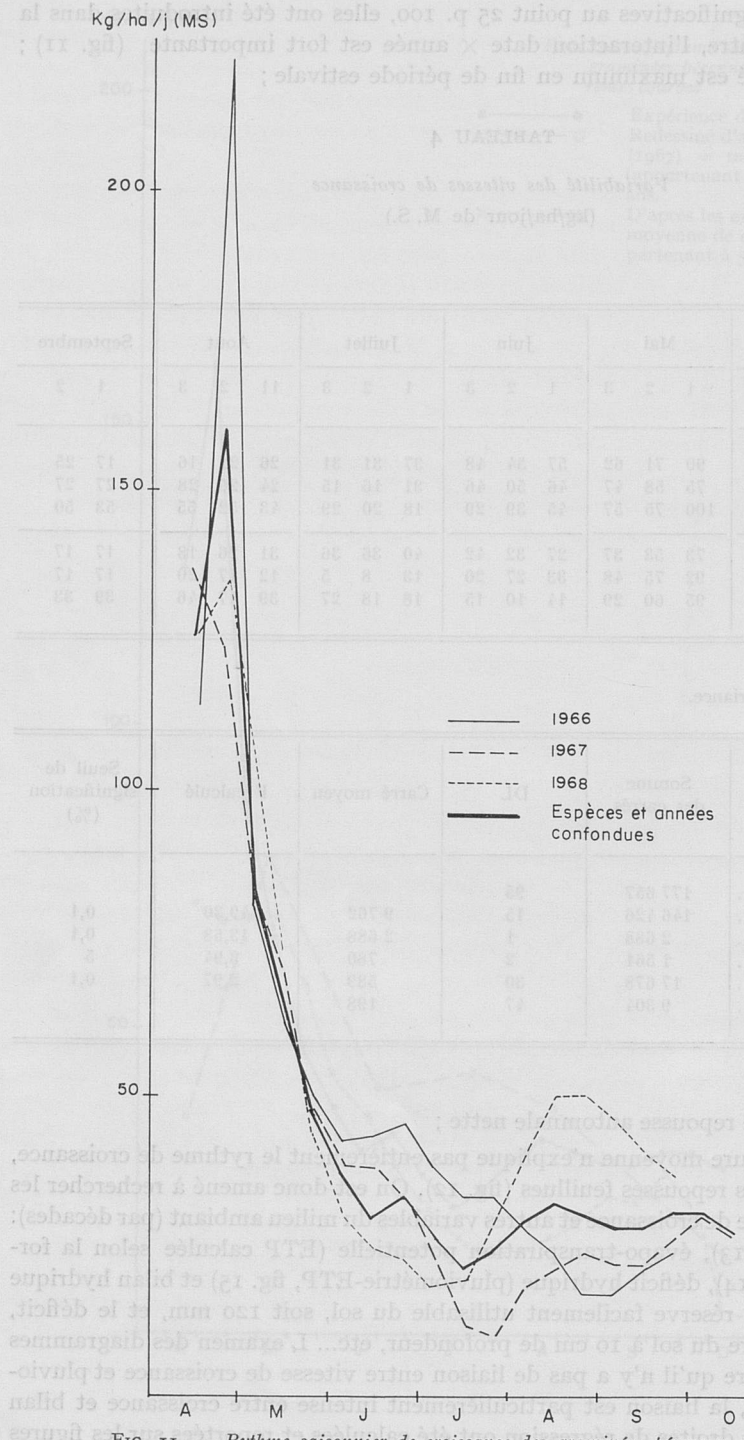



FIG. 11. — *Rythme saisonnier de croissance des graminées pérennes : effet année*

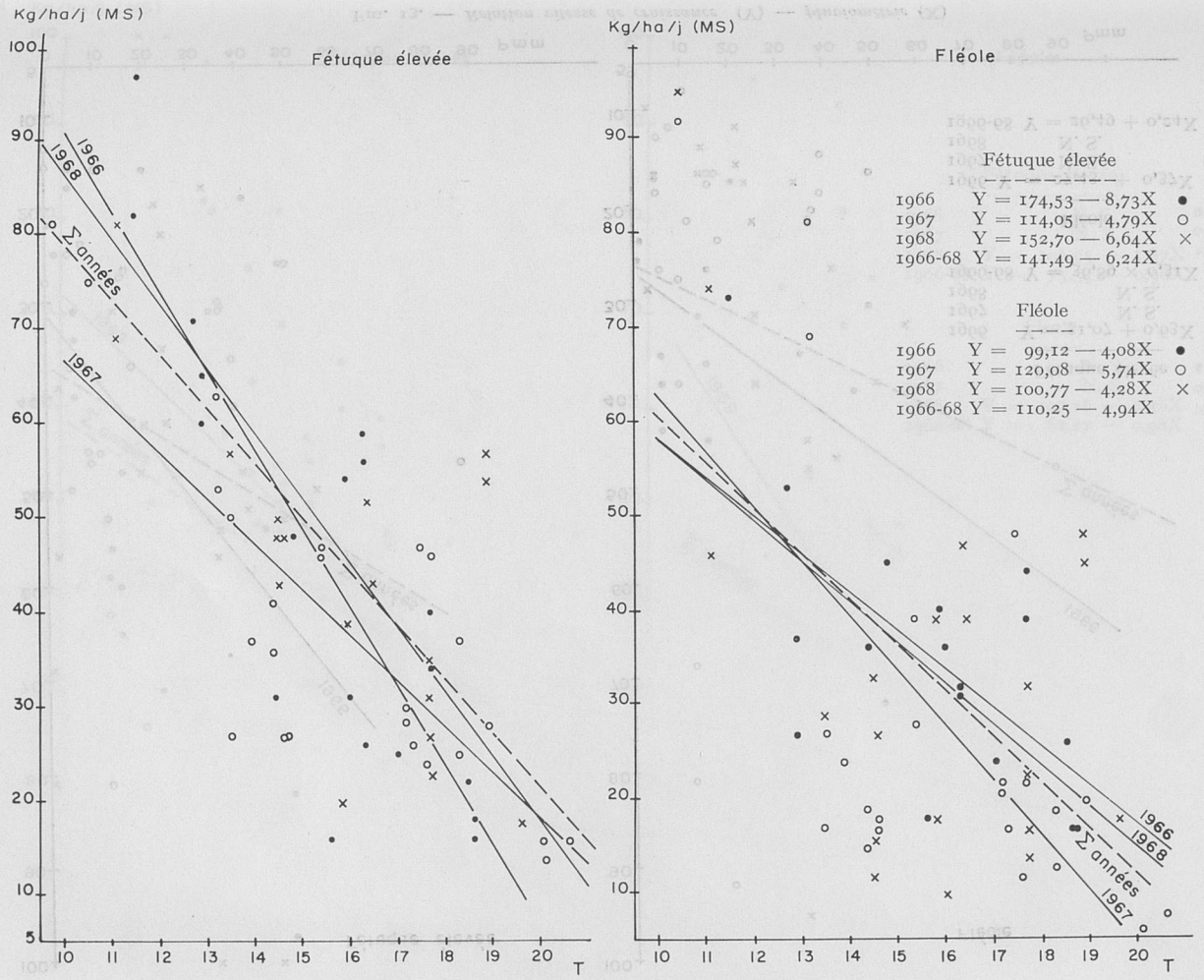



FIG. 12. — *Relation de croissance* (Y) — *température moyenne* (X) *sous abri*

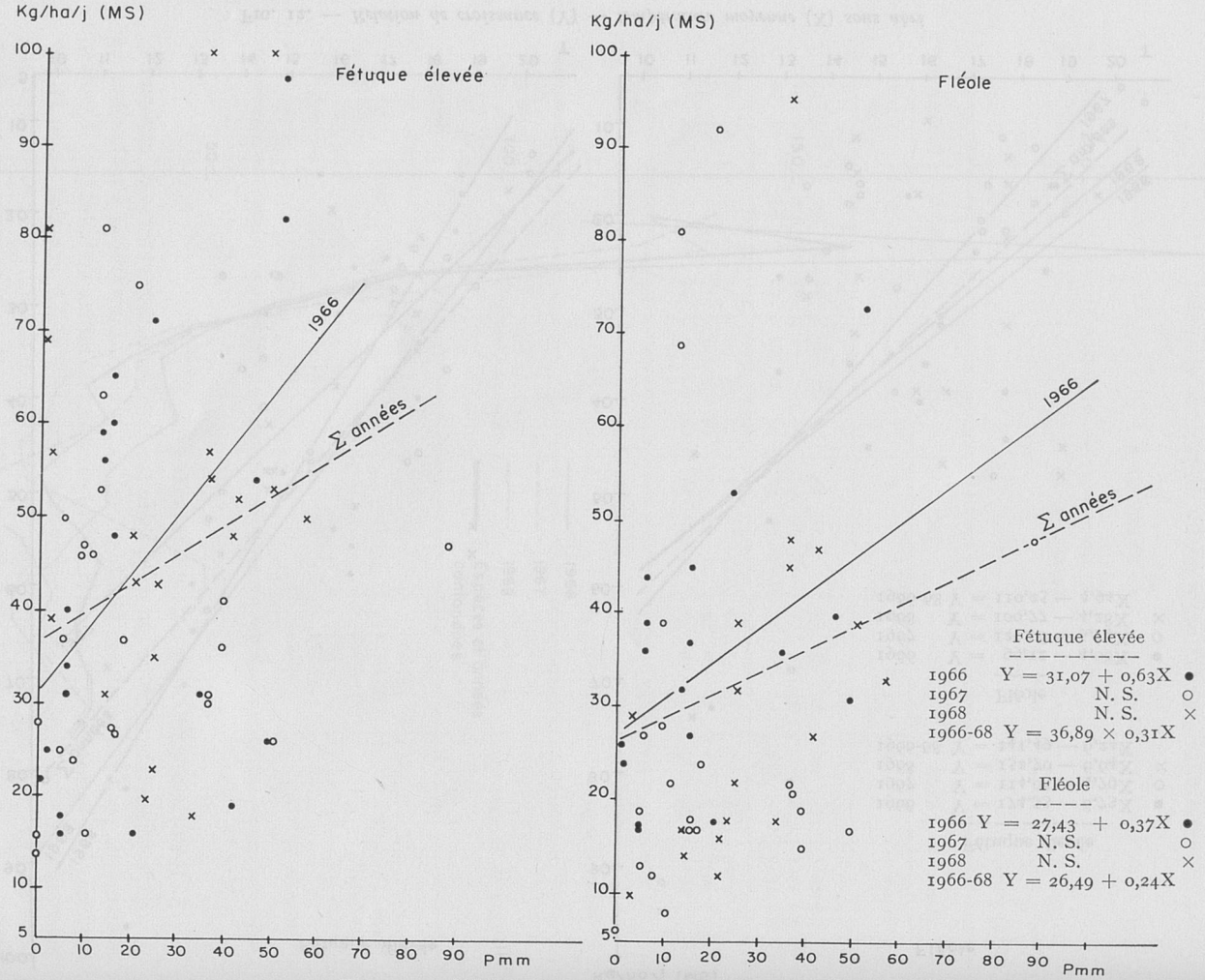



FIG. 13. — *Relation vitesse de croissance* (Y) — *pluviométrie* (X)

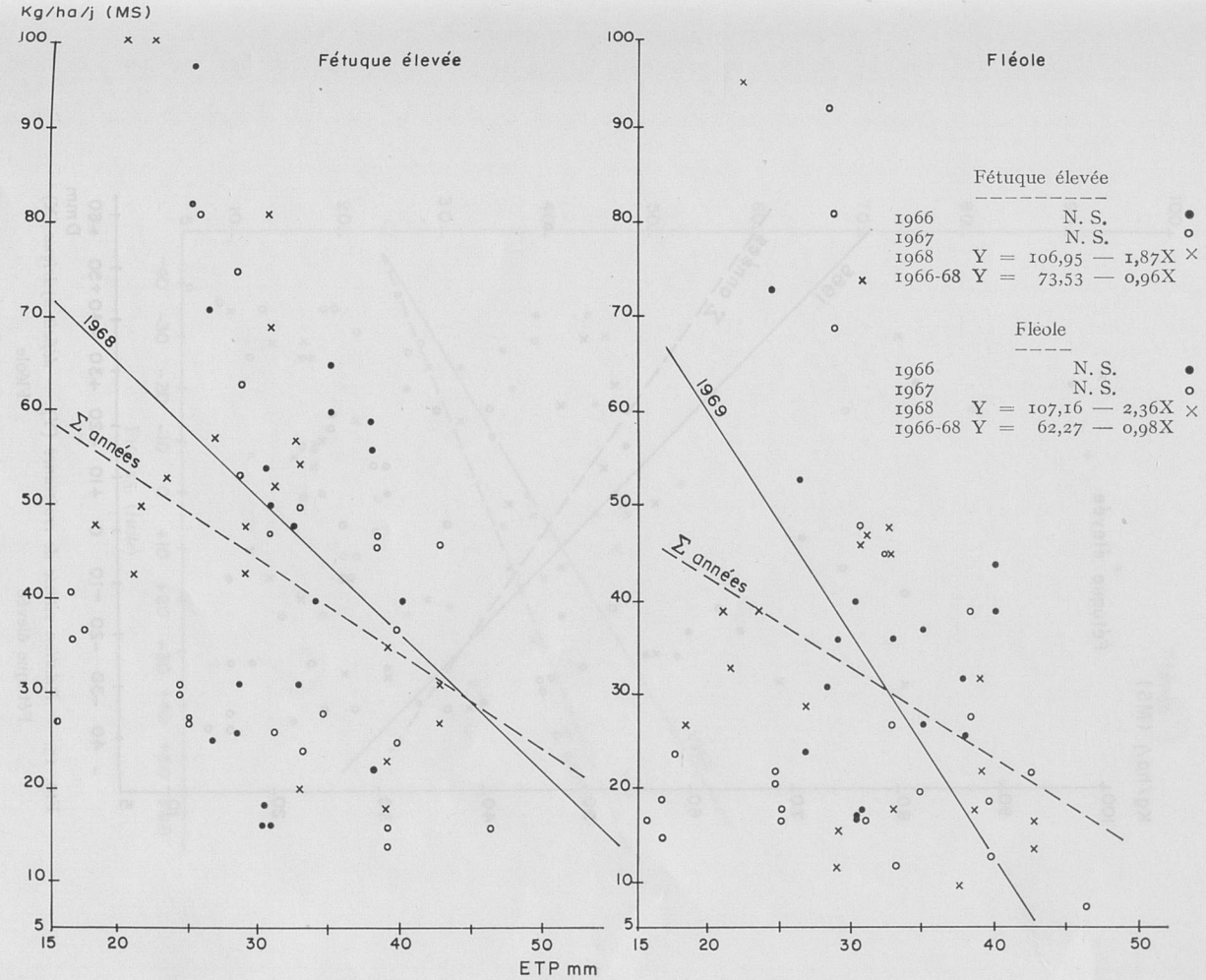



FIG. 14. — *Relation vitesse de croissance* (Y) — *E.T.P.*(X)

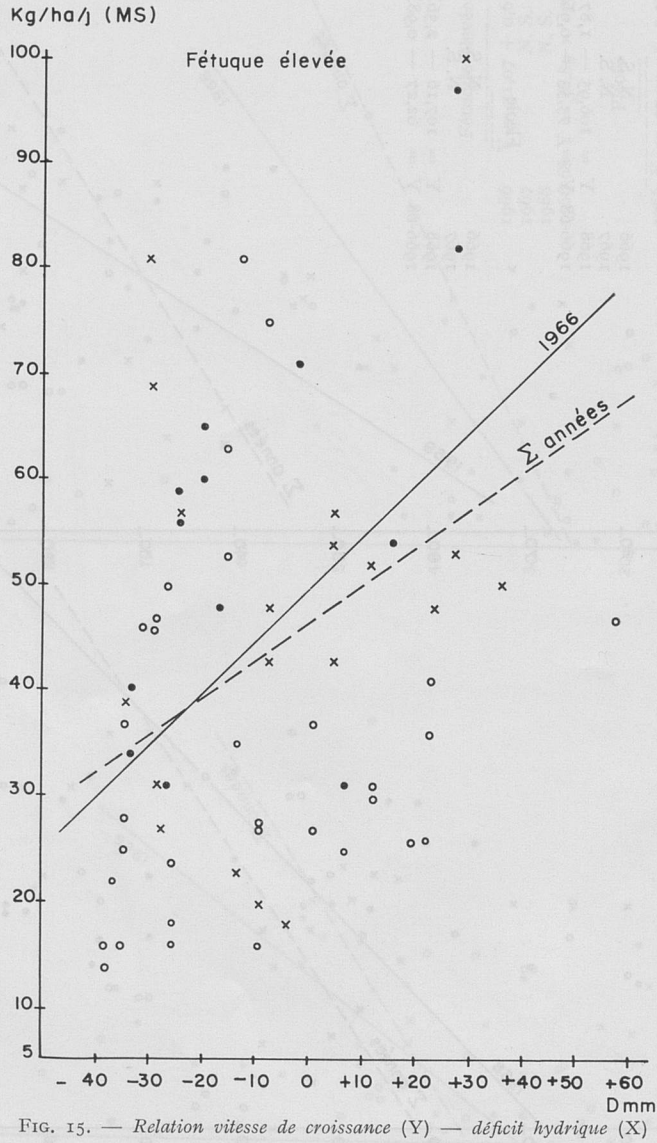



FIG. 15. — *Relation vitesse de croissance* (Y) — *déficit hydrique* (X)

| Fétuque élevée | | | Fléole | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 1966 | Y = 49,74 + 0,48X | • | 1966 | Y = 38,39 + 0,29X | • |
| 1967 | N. S. | o | 1967 | N. S. | o |
| 1968 | N. S. | × | 1968 | N. S. | × |
| 1966-68 | Y = 46,83 + 0,28X | | 1966-68 | Y = 33,77 + 0,22X | |

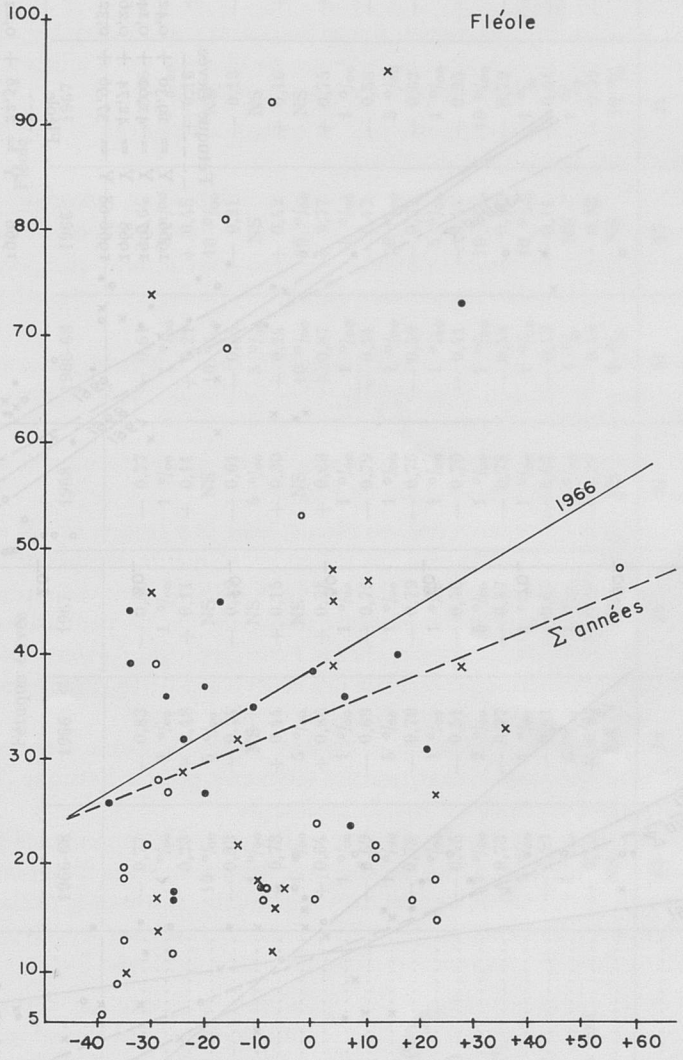

Fléole
100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
5
-40
-30
-20
-10
0
+10
+20
+30
+40
+50
+60
1966
Σ années

FIG. 15. (*suite*)

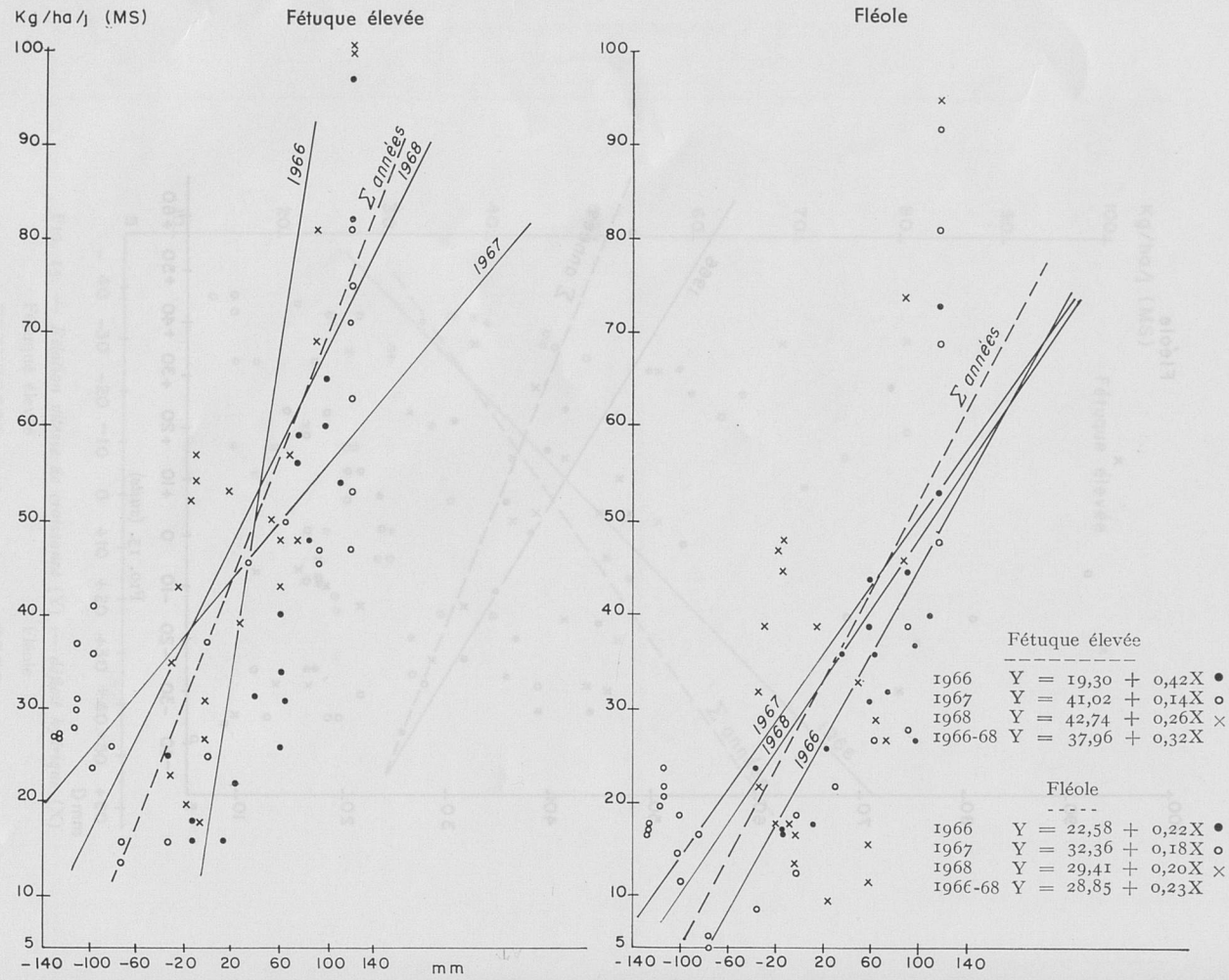



FIG. 16. — *Relation vitesse de croissance* (Y) — *bilan hydrique* (X)

FIG. 16. — *Relation vitesse de croissance (Y) — bilan hydrique (X)*

TABLEAU 5

*Coefficients de corrélations entre la vitesse de croissance et un certain nombre de variables explicatives mesurées pendant la décade correspondante*

| Variable explicative | Fétuque élevée | | | | Fléole | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1966-68 | 1966 | 1967 | 1968 | 1966-68 | 1966 | 1967 | 1968 |
| Température moyenne de l'air | — 0,77 | — 0,83 | — 0,80 | — 0,77 | — 0,61 | — 0,64 | — 0,66 | — 0,53 |
| P | 1 °/oo | 1 °/oo | 1 °/oo | 1 °/oo | 1 °/oo | 5 °/oo | 1 °/oo | 2 °/oo |
| Pluviométrie | 0,23 | + 0,48 | + 0,11 | + 0,11 | + 0,21 | + 0,45 | + 0,16 | + 0,15 |
| P | 10 °/oo | 5 °/oo | NS | NS | 10 °/oo | 10 °/oo | NS | NS |
| ETP | — 0,33 | — 0,24 | — 0,19 | — 0,61 | — 0,35 | — 0,21 | — 0,13 | — 0,80 |
| P | 1 °/oo | NS | NS | 5 °/oo | 5 °/oo | NS | NS | 1 °/oo |
| Déficit hydrique | + 0,73 | + 0,44 | + 0,15 | + 0,30 | + 0,24 | + 0,42 | + 0,16 | + 0,27 |
| P | 1 °/oo | 5 °/oo | NS | NS | 10 °/oo | 10 °/oo | NS | NS |
| Bilan hydrique | + 0,64 | + 0,86 | + 0,78 | + 0,68 | + 0,87 | + 0,77 | + 0,75 | + 0,83 |
| P | 1 °/oo | 1 °/oo | 1 °/oo | 1 °/oo | 1 °/oo | 1 °/oo | 1 °/oo | 1 °/oo |
| Température moyenne du sol (1) | — 0,69 | — 0,69 | — 0,75 | — 0,79 | — 0,51 | — 0,47 | — 0,58 | — 0,51 |
| P | 1 °/oo | 5 °/oo | 1 °/oo | 1 °/oo | 1 °/oo | 10 °/oo | 5 °/oo | 2 °/oo |
| Température moyenne maximale (2) | — 0,75 | — 0,79 | — 0,79 | — 0,75 | — 0,59 | — 0,67 | — 0,62 | — 0,53 |
| P | 1 °/oo | 1 °/oo | 1 °/oo | 1 °/oo | 1 °/oo | 5 °/oo | 1 °/oo | 2 °/oo |
| Température maximale absolue (2) | — 0,46 | — 0,51 | — 0,40 | — 0,70 | — 0,41 | — 0,44 | — 0,35 | — 0,53 |
| P | 1 °/oo | 2 °/oo | 5 °/oo | 1 °/oo | 1 °/oo | 10 °/oo | 10 °/oo | 2 °/oo |
| Température moyenne minimale (2) | — 0,73 | — 0,77 | — 0,87 | — 0,78 | — 0,58 | — 0,46 | — 0,79 | — 0,48 |
| P | 1 °/oo | 1 °/oo | 1 °/oo | 1 °/oo | 1 °/oo | 10 °/oo | 1 % | 5 % |
| Température minimale absolue (2) | — 0,59 | — 0,61 | — 0,67 | — 0,65 | — 0,43 | — 0,11 | — 0,51 | — 0,44 |
| P | 1 °/oo | 5 °/oo | 1 °/oo | 5 °/oo | 1 % | NS | 1 % | 5 % |
| Évaporation maximale (piche) en mm | — 0,13 | + 0,20 | — 0,19 | — 0,22 | — 0,48 | — 0,13 | — 9,39 | — 0,66 |
| P | NS | NS | NS | NS | 1 % | NS | 10 % | 5 % |
| Nombre de couples | 65 | 19 | 25 | 21 | 61 | 17 | 24 | 20 |

(1) A 10 cm.
(2) De l'air

correspondantes. Les coefficients de corrélation respectifs sont indiqués au tableau 5 (avec leur probabilité de non conformité à l'hypothèse).

On peut constater :

*a*) que la température moyenne, à 2 m sous abri, est la variable explicative la plus constante dans le temps pour la Fétuque élevée, elle est d'ailleurs plus liée à la vitesse de croissance chez cette espèce que chez la Fléole ;

*b*) que la pluviométrie explique peu la croissance sauf en 1966 pour les deux espèces (et pour une faible part d'ailleurs) ;

*c*) que l'ETP est en faible liaison avec la croissance, en moyenne, et qu'il y a une forte interaction avec l'année, identique pour les deux espèces ;

*d*) que la relation croissance-déficit hydrique n'est étroite que pour la Fétuque élevée, au niveau du comportement moyen, et qu'elle est en forte interaction avec l'année ;

*e*) que le bilan hydrique, par contre, explique bien mieux les variations de croissance et est même en liaison plus étroite, chez la Fléole, avec la croissance que la température ;

*f*) que la température du sol est, le plus souvent, en liaison un peu moins étroite avec la croissance que la température de l'air ;

*g*) que la température moyenne maximale, chez la Fétuque élevée et la Fléole a une valeur explicative sensiblement du même ordre que la température moyenne ; par contre la température maximale absolue de la décade, chez ces espèces, explique moins bien la croissance que la température moyenne. Or, on pouvait penser que les maxima d'été avaient une importance, chez la Fétuque élevée (ce sont eux par exemple qui expliquent la forte dormance estivale des écotypes d'Afrique du Nord), au même titre que les températures minimales de début de printemps.

Enfin la liaison entre vitesse de croissance et température moyenne minimale est du même ordre que pour la température moyenne, pour la Fétuque élevée. L'évaporation maximale n'explique en rien la croissance.

Les corrélations ayant été établies en mettant en correspondance la vitesse de croissance moyenne estimée d'une décade avec les paramètres d'ambiance de cette décade ne peuvent exprimer qu'une relation immédiate. Il n'est pas exclu que l'intensité des liaisons soit différente en prenant comme variable explicative des mesures antérieures, la croissance pouvant exprimer les effets résiduels.

7. l'efficacité photosynthétique des graminées présente un rythme analogue à celui des vitesses de croissance. La fraction du rayonnement global mis en réserve dans le végétal à la suite de la photosynthèse nette atteint presque 5 p. 100 certaines années pendant la phase de croissance la plus active ce qui est de l'ordre de ce que l'on trouve chez le Blé (Baldy et Jonard, 1969).

Le rythme est particulièrement net lorsque l'on compare les vitesses réalisées aux vitesses potentielles estimées selon le modèle de Loomis et Williams (1963). Dans ce modèle, la limite supérieure de productivité d'un couvert végétal est évaluée à partir d'une expression quantique de l'absorption et de l'utilisation de la radiation (nombre de quanta reçus dans la région 400-700 mμ). La productivité nette en hydrates de carbone est alors de 71 g/m²/jour, pour 500 cal/m²/jour de radiation. Compte tenu d'une teneur en éléments minéraux de 8 p. 100, la productivité nette

potentielle correspondante est de 770 kg/ha/jour, ce qui correspond à des efficacités respectives de 5,3 p. 100 et 12 p. 100 de la conversion de l'énergie radiante, totale et visible. Ce modèle simplifié nécessite enfin une hypothèse supplémentaire : on pose que l'efficacité de la récolte vis-à-vis de la biomasse totale (aérienne et souterraine) est de 40 p. 1 000 (ALCOCK et LOVETT, 1966) (fig. 17).

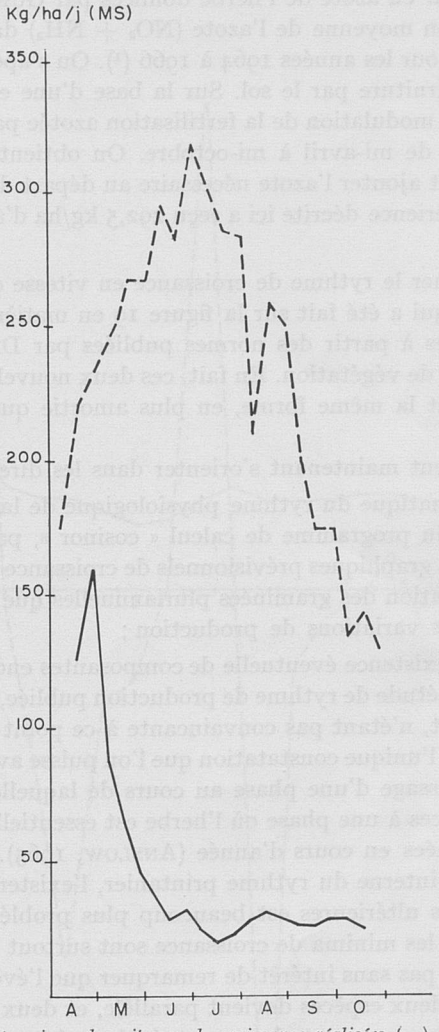



FIG. 17. — *Comparaison des vitesses de croissance réalisées* (—) *et potentielles* (– –)

Si l'on compare les figures 11 et 9, on s'aperçoit que Fléole et Fétuque diffèrent essentiellement, au point de vue du rapport des vitesses potentielles et réalisées, par leur comportement en fin de printemps-début été et en fin d'été-début d'automne. Aux autres périodes et notamment du 10 juillet au 20 août, en moyenne, les croissances des deux espèces sont identiques, ce qui suppose, comme nous le verrons plus loin, l'intervention d'une variable extérieure.

Il n'est pas impossible qu'il existe une interaction rayonnement × température.

D'un point de vue appliqué, deux aspects semblent intéressants à souligner :

1. A partir du rythme de croissance, il est possible d'élaborer une dynamique de la fertilisation azotée. Sur la figure 18, on a reporté d'une part, l'absorption d'azote en kg/ha/jour (estimée d'après les exportations de la partie récoltée), compte tenu des variations de teneur en azote de l'herbe données par GUEGUEN et FAUCONNEAU (1961), la minéralisation moyenne de l'azote ($NO_3 + NH_3$) dans les premiers 60 cm des sols de Lusignan, pour les années 1964 à 1966 (1). On s'aperçoit qu'il est illusoire de compter sur la fourniture par le sol. Sur la base d'une efficacité de l'azote des engrais de 60 p. 100, la modulation de la fertilisation azotée par décades est indiquée pour la période allant de mi-avril à mi-octobre. On obtient un total d'apport de 385 kg/ha auquel il faut ajouter l'azote nécessaire au départ de la végétation (à titre de comparaison, l'expérience décrite ici a reçu 292,5 kg/ha d'azote en 1966, 352,5 en 1967 et 322,5 en 1968).

2. On peut exprimer le rythme de croissance en vitesse de production d'unités alimentaires. C'est ce qui a été fait sur la figure 19 en matière organique digestible et en unités fourragères à partir des normes publiées par DEMARQUILLY (1968) et compte tenu des stades de végétation. En fait, ces deux nouvelles courbes sont extrêmement voisines et ont la même forme, en plus amortie que celle des vitesses de croissance.

Les études devraient maintenant s'orienter dans les directions suivantes :

1. analyse mathématique du rythme physiologique de la croissance des graminées, par application du programme de calcul « cosinor », par exemple (HALBERG, 1969), afin d'établir des graphiques prévisionnels de croissance ; car c'est un handicap à l'extension de l'utilisation des graminées pluriannuelles que le caractère apparemment aléatoire de leurs variations de production ;

2. recherche de l'existence éventuelle de composantes endogènes dans le rythme des graminées : la seule étude de rythme de production publiée, pour de l'avoine cultivée en photothermostat, n'étant pas convaincante à ce point de vue (RAPPE, 1964, 1966). Pour le moment, l'unique constatation que l'on puisse avancer est l'importance que semble jouer le passage d'une phase au cours de laquelle les talles « adultes » forment des inflorescences à une phase où l'herbe est essentiellement issue de jeunes talles végétatives formées en cours d'année (ANSLOW, 1965). S'il est possible qu'il existe une composante interne du rythme printanier, l'existence d'une telle composante lors des repousses ultérieures est beaucoup plus problématique : en été et à l'automne, en tout cas, les minima de croissance sont surtout le fait de variables du milieu (fig. 20). Il n'est pas sans intérêt de remarquer que l'évolution des vitesses de croissance estivale des deux espèces devient parallèle, et deux années sur trois identique, à peu près au même moment chaque année, lequel correspond aux conditions de jours décroissants. Dans le cas de ces coupes, où la vitesse de croissance est faible, on pourrait donc penser à une action photopériodique éventuelle, la coupe des apex ou leur disparition après évolution normale mettant la plante en un état voisin du stade végétatif et l'action de la longueur du jour sur les nouvelles talles pouvant être marquée dans un sens dépressif. Mais ceci n'est évidemment tout à fait valable que

(1) D'après une étude de l'azote minéral réalisée par la Station agronomique de l'Aisne.

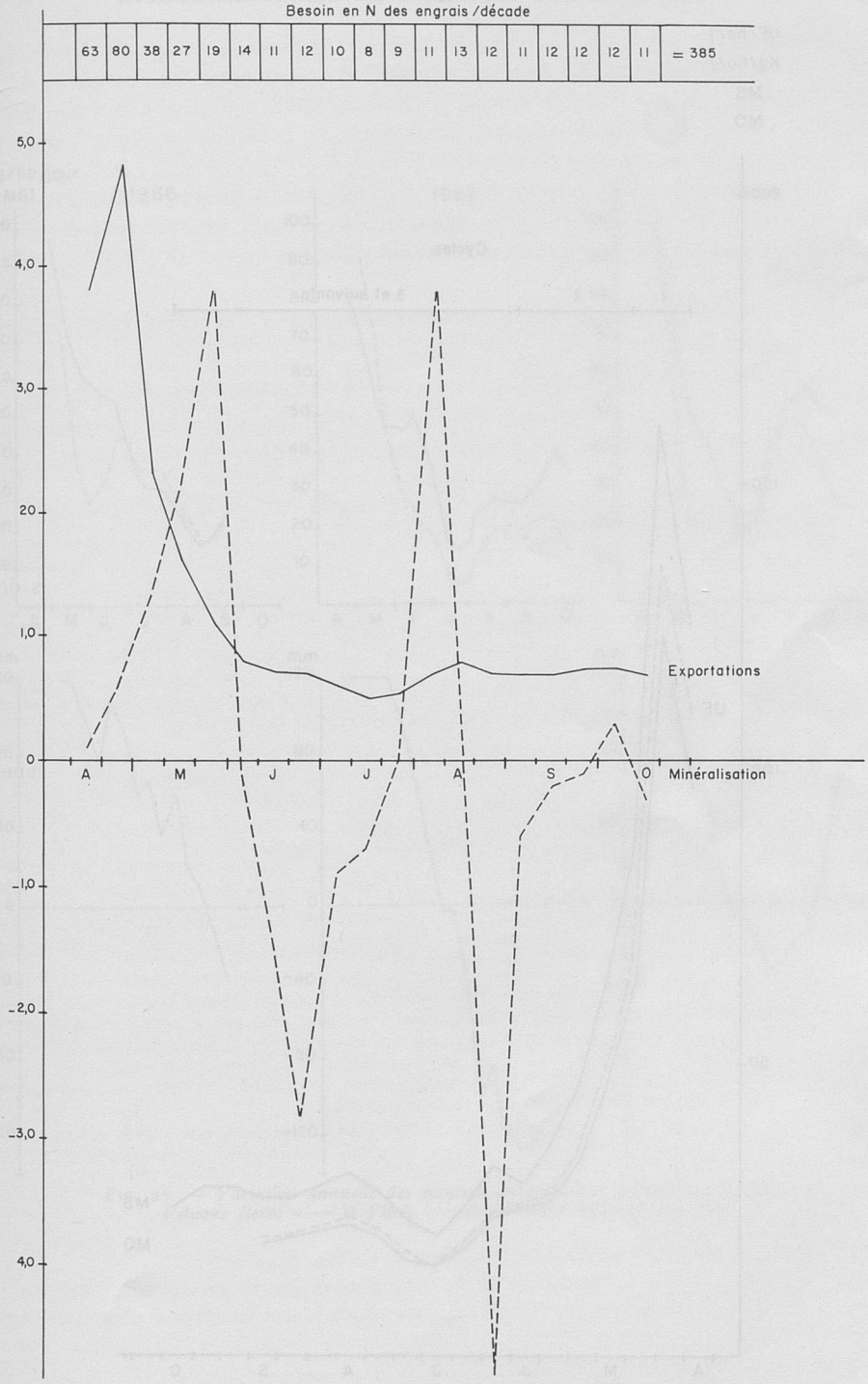



FIG. 18. — *Dynamique de l'azote* (en ordonnée = N en kg/ha/jour)

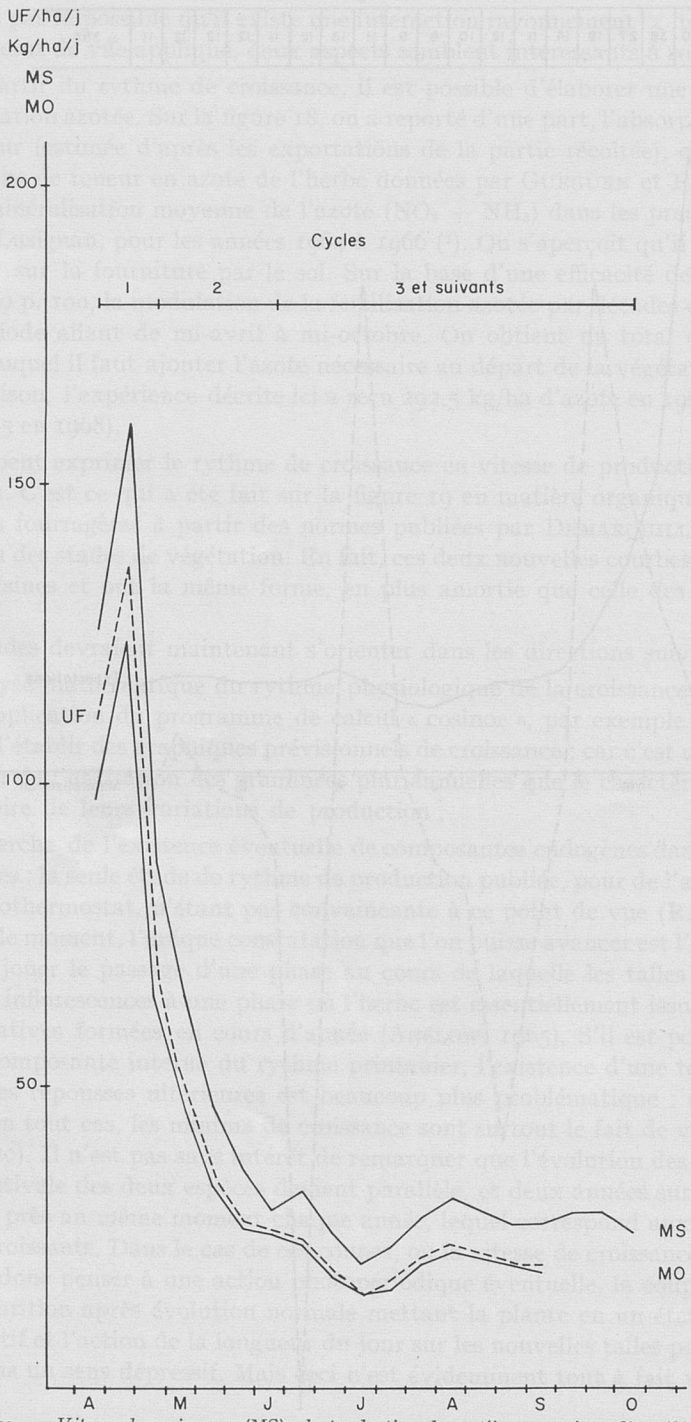



FIG. 19. — *Vitesse de croissance* (MS), *de production de matière organique digestible* (MO) *et d'unités fourragères* (UF)

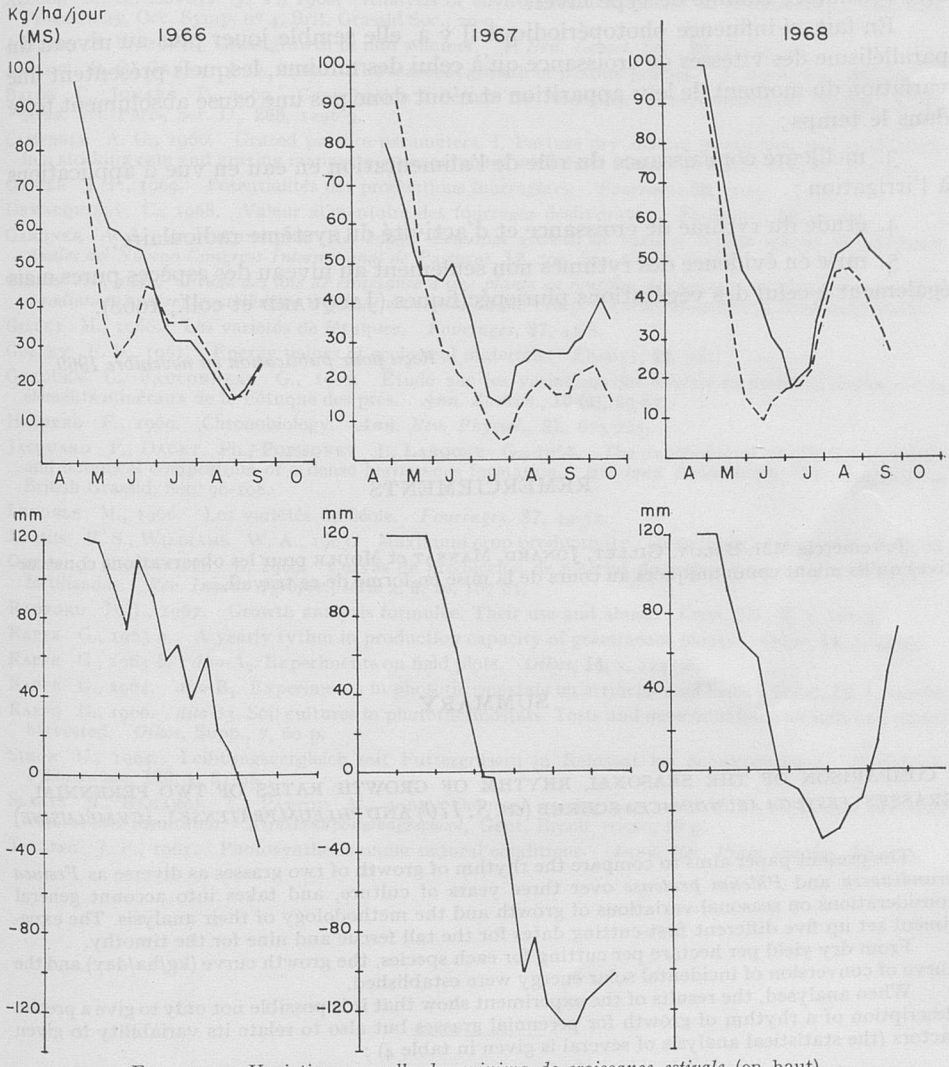



FIG. 20. — *Variation annuelle des minima de croissance estivale* (en haut), *Fétuque élevée* —— *et Fléole* – – *et du bilan hydrique* (en bas)

si la variété est du type de développement hiver. Or, la fléole *Mélusine* est alternative, c'est-à-dire qu'elle présente un pourcentage élevé de plantes montées en année d'installation, pourcentage lié à sa précocité (LENOBLE, 1966). Quant à la Fétuque élevée « S. 170 », si son alternativité est assez faible (GILLET, 1966), elle ne peut cependant être considérée comme de type hiver.

En fait, si influence photopériodique il y a, elle semble jouer plus au niveau du parallélisme des vitesses de croissance qu'à celui des minima, lesquels présentent une variation du moment de leur apparition et n'ont donc pas une cause absolument fixée dans le temps ;

3. meilleure connaissance du rôle de l'alimentation en eau en vue d'applications à l'irrigation ;

4. étude du rythme de croissance et d'activité du système radiculaire ;

5. mise en évidence des rythmes non seulement au niveau des espèces pures mais également à celui des végétations plurispécifiques (JACQUARD et coll., 1968).

*Reçu pour publication en novembre 1969.*

## REMERCIEMENTS

Je remercie MM. BALDY, GILLET, JONARD, MANSAT et MOULE pour les observations constructives qu'ils m'ont communiquées au cours de la mise en forme de ce travail.

## SUMMARY

COMPARISON OF THE SEASONAL RHYTHM OF GROWTH RATES OF TWO PERENNIAL GRASSES : *FESTUCA ARUNDINACEA* SCHREB (*cv. S. 170*) AND *PHLEUM PRATENSE* L. (*CV MÉLUSINE*)

The present paper aims to compare the rhythm of growth of two grasses as diverse as *Festuca arundinacea* and *Phleum pratense* over three years of culture, and takes into account general considerations on seasonal variations of growth and the methodology of their analysis. The experiment set up five different first-cutting dates for the tall fescue and nine for the timothy.

From dry yield per hectare per cutting for each species, the growth curve (kg/ha/day) and the curve of conversion of incidental solar energy were established.

When analysed, the results of the experiment show that it is possible not only to give a precise description of a rhythm of growth for perennial grasses but also to relate its variability to given factors (the statistical analysis of several is given in table 4) :

1. maximum variability occurs at the end of the summer period ;
2. there is a marked autumnal regrowth ;
3. average temperature does not fully explain the rhythm of growth ;
4. the rhythm of grasses photosynthetic capacity is analogous to the rhythm of growth ;
5. in the case of summer cutting, when the growth rate is low, no effect of photo-periodism can be retained.

With application in mind, two points would seem of interest :

drawing up a dynamic of nitrate fertilization on the basis of the rhythm of growth ; expressing the rhythm of the growth rate in terms of nutritive units.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


ALCOCK M. B., LOVETT J. V., 1968. Analysis of environmental influence on productivity. *Hill-land Productivity*, Occ. Symp. nº 4, Brit. Grassld Soc., 20-9.

ANSLOW R. C., 1965. Grass growth in mid summer. *J. Brit. Grassl. Soc.*, **20** (1), 19-26.

ANSLOW R. C., GREEN J. O., 1967. The seasonal growth of pasture grasses. *J. Agric. Sci.*, **68**, 109-22.

BALDY C., JONARD P., 1969. Contribution à l'étude du rendement photosynthétique du blé. *C. R. Acad. Sci.* Paris, Ser. D., **268**, 1296-9.

CAMPBELL A. G., 1966. Grazed pasture parameters. I. Pasture dry matter production and availability in a stocking rate and grazing management experiment with dairy cows. *J. Agric. Sci.*, **67**, 199-210.

COOPER J. P., 1969. Potentialités des productions fourragères. *Fourrages* **38**, 3-19.

DEMARQUILLY C., 1968. Valeur alimentaire des fourrages déshydratés. *Fourrages*, **36**, 45-61.

GARDNER A. L., ALBURQUERQUE H., 1965. Seasonal growth of various forage species in Uruguay. *Anales del Noveno Congress International de Pasturas*, **12**, 209, Sao Paolo, Brésil.

GESLIN H., 1944. *Étude des lois de croissance d'une plante en fonction des facteurs du climat (température et radiation solaire), contribution à l'étude du climat du blé* 116 p. Thèse, Imprimerie Nationale, Paris.

GILLET M., 1966. Les variétés de fétuques. *Fourrages*, **27**, 41-8.

GOLLEY F. B., 1961. Energy values of ecological materials. *Ecology*, **42**, 581.

GUEGUEN L., FAUCONNEAU G., 1961. Étude sur les variations des teneurs en matières azotées et en éléments minéraux de la Fétuque des prés. *Ann. Zootech.*, **10** (2), 69-87.

HALBERG F., 1969. Chronobiology. *Ann. Rev. Physiol.*, **31**, 675-725.

JACQUARD P., DAGET Ph., POISSONET J., LAROCHE G., 1968. The expression of production potential and botanical composition of a dense herbaceous formation. *Hill-land Productivity*, Occ. Symp. nº 4, British Grassld. Soc. 96-108.

LENOBLE M., 1966. Les variétés de fléole. *Fourrages*, **27**, 49-52.

LOOMIS R. S., WILLIAMS W. A., 1963. Maximum crop productivity : an estimate. *Crop. Sci.*, **3**, 67-73.

ORBEA J. R., CARILLO J., 1969. Curvas de produccion de mezclas de raigras perenne y trebol blanco fertilizadas. *Rev. Invest. Agropec.*, série 2, **6**, 10, 167-81.

RADFORD P. J., 1967. Growth analysis formulae. Their use and abuse. *Crop. Sci.*, **7**, 3, 171-5.

RAPPE G., 1963 *a*. A yearly rythm in production capacity of gramineous plants. *Oikos*, **14**, 1, 44-84.

RAPPE G., 1963 *b*. *dito*-$A_2$. Experiments on field plots. *Oikos*, **14**, 2, 224-36.

RAPPE G., 1964. *dito*-$B_1$. Experiments in photothermostats on artificial seed beds. *Oikos*, **15**, 1, 140-61.

RAPPE G., 1966. *dito*-83. Soil cultures in photothermostats. Tests and determinations on soils and plants harvested. *Oikos*, Supp., 7, 60 p.

SIMON U., 1964. Leibtungsvergleich mit Futtergräsern in Reinsaat bei Schnittnutzung. *Z. Acker-u. Pflanzenbau.* **119**, 1, 81-98.

SLAATS M., BEHAEGE T., PATTOU M., 1964. Beknopt verslag aan het I. W. O. N. L. met overzicht van recente resultaten. *Rijkslandbouwhogeschool*, Gent, Broch. ronéo, 18 p.

TALLING J. F., 1961. Photosynthesis under natural conditions. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **12**, 133.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (1), 79-86.

# MODIFICATION ARTIFICIELLE DE L'EXPRESSION DU SEXE DANS LE GENRE *VITIS*

J.-P. DOAZAN et V. CUELLAR (1)

*Station de Recherches de Viticulture,*
*Centre de Recherches de Bordeaux, 33 - Pont-de-la-Maye*
*Institut national de la Recherche agronomique*

## RÉSUMÉ

Cette étude a porté sur trois variétés mâles de *Vitis*. On a montré qu'il était possible d'en obtenir des graines viables grâce à l'application de cytokinine. Les descendants ainsi obtenus feront l'objet d'une étude génétique.

## INTRODUCTION

La vigne est dioïque à l'état sauvage, tandis que ses formes cultivées sont pour la plupart hermaphrodites. Sa fleur est, dans tous les cas, constituée fondamentalement comme une fleur hermaphrodite, mais la régression du pistil ou des étamines caractérise respectivement les types mâle et femelle (Levadoux, 1946). En fait, d'après Baranov et Raikova (1929-1930), la gamétogenèse femelle, qui débute chez les mâles après la gamétogenèse mâle, est interrompue à un stade plus ou moins précoce. De sorte que, à l'anthèse, les gamètes femelles n'ont atteint qu'un stade de développement imparfait. Ainsi les cépages mâles présentent, pour la plupart, un gynécée rudimentaire et non fonctionnel ; cependant, on peut trouver exceptionnellement, chez certains d'entre eux, des fleurs fonctionnellement hermaphrodites et capables de donner des baies et des pépins. Cette modification de l'expression du sexe, très rare dans la nature, a pu être provoquée par l'application de cytokinines chez la Vigne (Negi et Olmo, 1966) et chez la Mercuriale (Durand, 1966, 1967) (2). La fructification de plantes mâles doit permettre de compléter l'étude du détermi-

(1) Élève à l'École nationale des Ingénieurs des Travaux agricoles, en stage à la Station. Adresse actuelle : Estación Experimental Agropecuaria-Lujan de Cuyo-Mendoza, Argentine.

(2) Pendant la rédaction de cet article, Gargiulo a publié des résultats de traitements de plusieurs hybrides interspécifiques avec la même cytokinine que Negi et Olmo : il n'a obtenu quelques baies que sur l'un de ceux-ci.

nisme génétique du sexe chez la Vigne (DOAZAN et RIVES, 1967), et peut-être d'en approcher le déterminisme physiologique. On peut aussi, par ce moyen, obtenir des descendants en autofécondation ou en utilisant comme femelles des plantes qui ne peuvent normalement servir que de géniteurs mâles, ce qui présente un intérêt direct en matière d'amélioration de porte-greffes.

Nous nous sommes attachés ici à évaluer l'efficacité de quelques composés chimiques sur la modification de l'expression du sexe et à en déterminer les modalités d'utilisation.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons opéré sur trois cépages mâles utilisés comme porte-greffes : *Vitis rupestris* var. *du Lot*, *Vitis riparia Gloire de Montpellier* et *420 A* (*V. riparia* × *V. rupestris*) *M. Gt.* Les solutions des substances utilisées ont été pulvérisées sur les jeunes inflorescences, quelques jours après le débourrement, jusqu'à la limite du ruissellement. Toutes les solutions comprennent un mouillant : Tween 20 à 0,1 p. 100, dont l'inocuité a été vérifiée par un essai à blanc. Les divers traitements diffèrent par le nombre et la date des applications successives, les interventions ayant lieu tous les trois jours. Les observations ont porté sur les points suivants.

### 1. *La longueur de la portion du pistil dépassant les nectaires*

Cette longueur est une mesure commode du degré de transformation morphologique des fleurs. En fait, on observe aussi un grossissement général du gynécée à la suite des traitements efficaces. Les observations n'ont porté que sur des nombres relativement faibles de fleurs : notre but étant l'obtention de baies et surtout de pépins, nous avons limité l'importance des prélèvements destinés aux mesures et les résultats présentés ne concernent chaque fois que des échantillons de l'ensemble des fleurs d'un même traitement.

### 2. *Le pourcentage de germination du pollen*

Le pollen, aussitôt prélevé, a été déposé sur un milieu gélosé à 8 p. 1 000, comprenant 15 p. 100 de saccharose. Les lames à goutte pendante ont été placées ensuite dans une étuve à 25°C.

### 3. *Le pourcentage de fleurs ou de grappes nouées*

En ce qui concerne les grappes, nous avons compté nouée une grappe portant au moins cinq baies. Ce minimum est d'ailleurs rarement atteint car, dans ce cas, la grappe se dessèche le plus souvent peu après la nouaison.

### 4. *Le stade de la microsporogenèse*

Les anthères sont écrasées dans une goutte de carmin acétique ferrique et observées aussitôt pour déterminer rapidement le stade des microspores. Il est préférable, pour obtenir une meilleure préparation, de faire précéder la coloration d'une fixation dans le Carnoy pendant 48 heures. Nous avons ainsi déterminé pour chacun des trois cépages la date moyenne de la méiose.

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

### 1. *Évaluation de l'efficacité de quelques substances*

Nous avons effectué un premier essai en serre sur boutures racinées de *V. riparia* afin d'évaluer l'efficacité des substances suivantes utilisées seules ou simultanément : benzyladénine à 25 et 100 p.p.m., kinétine à 100 et 200 p.p.m., acide gibbérellique

à 100 p.p.m. et CCC (chlorure de chlorocholine) à 500 p.p.m. Le nombre d'applications, effectuées tous les trois jours, a varié de un à trois. De plus, nous avons choisi différentes dates pour la première application de sorte que celle-ci précède ou suive la méiose selon les cas.

Seule la benzyladénine (BA) s'est révélée efficace sur l'allongement du pistil et sur la nouaison (fig. 1). La kinétine a seulement entraîné une transformation très

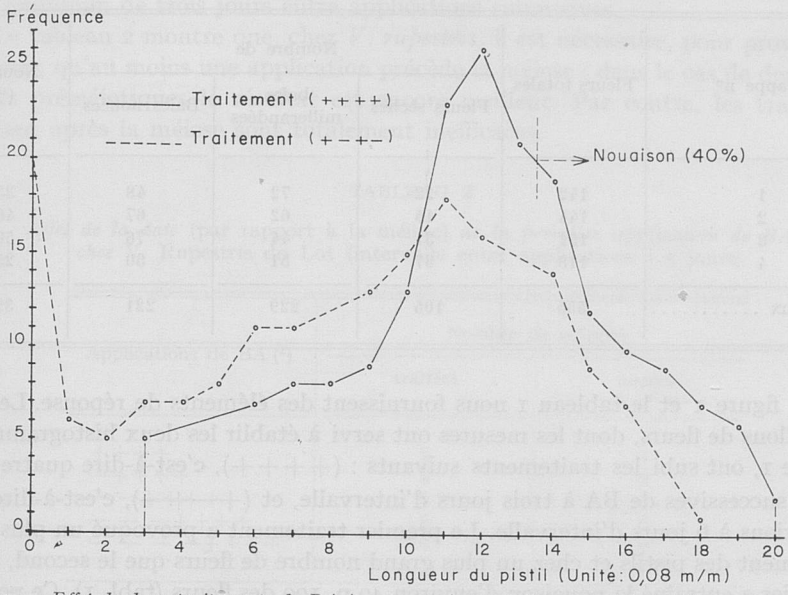



FIG. 1 — *Effet de deux traitements de BA* (100 p.p.m.) *sur l'allongement du pistil chez* V. riparia.

imparfaite des fleurs, qui n'ont pas tardé à se dessécher. L'acide gibbérellique et le CCC n'ont eu aucun effet, tandis que l'association de BA avec l'acide gibbérellique ou le CCC a eu le même effet que la première seule. Nous n'avons d'ailleurs observé aucune différence de pouvoir germinatif du pollen entre les différents traitements.

De plus, nous avons vérifié que BA ne migre que très peu ou pas dans la plante lorsque l'application est localisée sur les inflorescences : en effet, l'application sur une inflorescence seule n'a jamais entraîné la transformation d'autres inflorescences du même rameau et *a fortiori* d'inflorescences d'autres rameaux de la même plante. C'est pourquoi, nous avons considéré par la suite que notre unité de traitement est l'inflorescence.

Enfin, il est apparu que la dose de 25 p.p.m. de BA est trop faible même en répétant les pulvérisations alors que celle de 100 p.p.m. est efficace. Par contre, des doses plus élevées se sont montrées nocives dans certains cas, les inflorescences se desséchant en tout ou en partie peu après l'application. Les résultats qui suivent ne concernent que la benzyladénine utilisée à 100 p.p.m.

### 2. *Relation entre allongement du pistil et nouaison*

Nous avons indiqué que la longueur du pistil avait été retenue parce que commode à mesurer : il est important de savoir si cette observation morphologique corres-

pond bien à une modification physiologique, et à partir de quel seuil minimum on peut considérer les fleurs modifiées comme aptes à nouer, donc fonctionnellement hermaphrodites.

TABLEAU I

*Effet de quatre applications successives de BA* (à 3 jours d'intervalle) *sur quatre inflorescences ensachées de* V. Riparia

| Grappe n° | Fleurs totales | Nombre de | | | Nouaison (%) |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Fleurs sèches | baies millerandées | Baies nouées | |
| 1 | 142 | 22 | 72 | 48 | 33,8 |
| 2 | 144 | 15 | 62 | 67 | 46,5 |
| 3 | 151 | 31 | 44 | 76 | 50,3 |
| 4 | 118 | 37 | 51 | 30 | 25,4 |
| Totaux ..... | 555 | 105 | 229 | 221 | 39,8 |

La figure 1 et le tableau 1 nous fournissent des éléments de réponse. Les deux échantillons de fleurs, dont les mesures ont servi à établir les deux histogrammes de la figure 1, ont subi les traitements suivants : (++++), c'est-à-dire quatre applications successives de BA à trois jours d'intervalle, et (+—+—), c'est-à-dire deux applications à 6 jours d'intervalle. Le premier traitement a provoqué un plus grand allongement des pistils et chez un plus grand nombre de fleurs que le second, et seul le premier a entraîné la nouaison d'environ 40 p. 100 des fleurs (tabl. 1). Ce pourcentage, reporté sur la courbe correspondante de la figure 1, représente les fleurs dont le pistil mesure au moins 1 mm de longueur. On peut donc dire que, chez *V. riparia*, seules les fleurs ayant un pistil de cette taille sont aptes à nouer ; mais cette condition n'est pas suffisante puisqu'il n'y a eu aucune nouaison dans le deuxième cas alors que 20 p. 100 environ des fleurs ont des pistils égaux ou supérieurs à ce minimum.

Le deuxième traitement ci-dessus diffère du premier par le nombre d'applications de BA et par l'intervalle de temps qui les sépare ; l'incidence de ces deux facteurs a été étudiée ensuite.

### 3. *Date des applications de BA*

Negi et Olmo (1966) indiquent que l'application de kinine a précédé la floraison d'environ trois semaines, ce qui est peu précis et déterminé *a posteriori*. Nous avons voulu repérer la date des applications par rapport à un stade précis facile à déterminer : la méiose mâle. En fait, la cytokinine agit sur le développement du gynécée : mais Ivanova-Paroiskaya (1929-1930) a montré que, chez les fleurs femelles de *V. vinifera* étudiées, la méiose mâle est contemporaine de la différenciation de la cellule archesporiale primaire de l'ovule. On peut donc assurer qu'une application de BA précédant la méiose mâle est à plus forte raison largement antérieure à la méiose femelle.

Or la méiose mâle se produit, chez les cépages considérés, quelques jours après que l'inflorescence se dégage des jeunes feuilles et devienne facilement accessible.

C'est pourquoi l'application la plus précoce n'a pu être faite plus de 6 jours avant la méiose.

Nous avons vérifié que toutes les fleurs d'une même inflorescence sont à des stades de la méiose assez voisins et qu'il y a peu de différence entre inflorescences de même position mais portées par différents rameaux d'une même souche ; cette différence n'a jamais excédé deux jours, c'est pourquoi nous avons choisi un intervalle minimum de trois jours entre applications successives.

Le tableau 2 montre que, chez *V. rupestris*, il est nécessaire, pour provoquer la nouaison, qu'au moins une application précède la méiose ; dans le cas de deux applications préméiotiques le résultat est encore meilleur. Par contre, les traitements débutant après la méiose sont totalement inefficaces.

TABLEAU 2

*Effet de la date* (par rapport à la méiose) *de la première application de BA chez* V. Rupestris du Lot (intervalle entre applications : 3 jours)

| Applications de BA (1) | Nombre de grappes | |
|---|---|---|
| | traitées | nouées |
| ++++ | 6 | 4 |
| —++++ | 6 | 2 |
| — —++++ | 6 | 0 |
| — — —++++ | 6 | 0 |
| — — — —++++ | 6 | 0 |

(1) Le signe + indique une application de BA
Le signe — indique l'absence d'une application
La méiose est survenue entre 2e et 3e application.

### 4. *Fréquence des applications de BA*

Cependant, cette première application préméiotique nécessaire ne suffit pas à assurer, à elle seule, une nouaison satisfaisante : le tableau 3 permet de se rendre compte que, chez les trois variétés de porte-greffes, il faut répéter les apports de BA à des intervalles de temps assez courts, faute de quoi une partie des fleurs se dessèche. En somme, le résultat est d'autant meilleur que les applications sont poursuivies plus longtemps. Il semble, en effet, que la BA non seulement soit nécessaire à la transformation des fleurs, mais qu'elle favorise aussi leur nouaison (Weaver, Van Overbeek et Pool, 1965).

### 5. *Traitements complémentaires postfloraux*

Afin de favoriser la nouaison, nous avons tenté d'adjoindre aux applications de BA, soit un apport d'AIA, soit un rognage à la floraison. Les résultats de ces opérations complémentaires sont consignés dans les tableaux 4 et 5. On voit que deux pulvérisations de l'ensemble du feuillage avec une solution d'AIA à 2 p. 100 n'ont

TABLEAU 3

*Effet de la date et du nombre des applications de BA chez trois espèces de* Vitis
(intervalle entre applications : 3 jours)

| Espèce | Applications de BA (1) | Nombre de grappes traitées | Nombre de grappes nouées | Grappes nouées (%) |
|---|---|---|---|---|
| *V. Rupestris du Lot* | + + + + + + | 53 | 35 | 66,0 |
| | + + + + — — | 36 | 3 | 8,3 |
| | — — — + + + | 30 | 0 | 0 |
| | + — + — + — | 67 | 47 | 70,1 |
| *420 A M. G.* | + + + + + + | 17 | 17 | 100,0 |
| | + + + + — — | 19 | 10 | 52,6 |
| | + + + — — — | 20 | 0 | 0 |
| | + — + — + — | 16 | 4 | 25,0 |
| | + — + — — — | 16 | 0 | 0 |
| *V. riparia Gloire de Montpellier* | + + + + — — | 22 | 19 | 86,4 |
| | + — + — — — | 31 | 0 | 0 |

(1) La méiose est survenue entre 2e et 3e date d'application pour *V. rupestris*.
La méiose est survenue entre 1re et 2e date d'application pour les deux autres.

TABLEAU 4

*Effet de deux applications préflorales d'AIA sur* V. Rupestris du Lot

| | Nombre de grappes traitées (1) | | | Nombre de grappes nouées | | | Grappes nouées (%) | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | BA (1) | BA (2) | Total | BA (1) | BA (2) | Total | BA (1) | BA (2) | Global |
| AIA ..... | 20 | 36 | 56 | 14 | 24 | 38 | 70,0 | 66,7 | 67,8 |
| Sans AIA ..... | 33 | 31 | 64 | 21 | 23 | 44 | 63,6 | 74,2 | 68,7 |

(1) BA (1) correspond aux applications suivantes de BA : (+ + + + + +)
BA (2) correspond aux applications suivantes de BA : (+ — + — + —).

eu aucun effet chez *V. rupestris*, quel que fût le traitement antérieur avec BA. Il en va un peu différemment chez *V. riparia* : l'apport d'AIA présente une certaine efficacité dans le cas où il survient après quatre applications de BA ; or, dans l'autre

TABLEAU 5

*Effet de deux applications post-florales d'AIA et du rognage chez* V. riparia

| | Nombre de grappes | | | | | | Grappes nouées (%) | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | traitées (1) | | | nouées | | | | | |
| | BA (1) | BA (2) | Total | BA (1) | BA (2) | Total | BA (1) | BA (2) | Global |
| AIA ..... | 18 | 15 | 33 | 9 | 2 | 11 | 50,0 | 13,3 | 33,3 |
| Sans AIA ..... | 27 | 12 | 39 | 12 | 3 | 15 | 44,4 | 25,0 | 38,5 |
| Rognage ..... | 17 | 17 | 34 | 12 | 9 | 21 | 70,6 | 52,9 | 61,8 |
| Total..... | 62 | 44 | 106 | 33 | 14 | 47 | 53,2 | 31,8 | 44,3 |

(1) BA (1) correspond aux applications suivantes de BA : (+ + + + — +)
BA (2) correspond aux applications suivantes de BA : (+ + + + — —).

cas, où il est sans effet, nous avions effectué une cinquième application de BA. On peut donc penser que cette ultime application de BA a eu une action sur la nouaison analogue à celle de l'AIA.

## CONCLUSION

La modification de l'expression du sexe est assez facile à obtenir chez les trois types mâles de *Vitis* considérés. Ceux-ci réagissent positivement à des doses, même faibles, de cytokinine, pourvu que leur apport débute avant la méiose. Mais l'évolution normale de ces fleurs modifiées jusqu'à la maturité des baies nécessite des doses plus élevées et surtout un apport de cytokinine répété au moins jusqu'à la floraison ; de plus, la pratique du rognage semble ici bénéfique.

Il est intéressant de noter les différences de comportement entre les variétés de porte-greffes mâles : ainsi *V. rupestris* nous a paru plus sensible que *420 A M. Gt* en ce sens que la nouaison a été meilleure chez le premier dans le cas d'applications espacées (6 jours) de BA. Il faudra tenir compte de l'existence de telles différences lors de tentatives sur d'autres espèces.

Quoi qu'il en soit, les pépins déjà obtenus sur ces plantes mâles ont germé et l'analyse génétique de ces descendants nous permettra de préciser nos connaissances sur l'hérédité du sexe ; la descendance d'une plante mâle féminisée doit comporter, d'après Doazan et Rives (1967), trois mâles pour une femelle et parmi ces mâles, un homozygote pour deux hétérozygotes. En croisant ces descendants mâles avec des femelles, qui elles sont toujours homozygotes, on identifiera ceux d'entre eux qui

sont homozygotes. La mise en évidence de ceux-ci, inconnus jusqu'à présent, doit confirmer le schéma proposé. Il se peut, toutefois, qu'ils soient létaux, auquel cas la proportion mâles-femelles dans la descendance d'une plante mâle féminisée, ne sera plus 3 — 1 comme ci-dessus, mais 2 — 1.

*Reçu pour publication en octobre 1969.*

## SUMMARY

ARTIFICIAL MODIFICATION OF SEX EXPRESSION IN GENUS *VITIS*

Sex expression has been modified in male clones of *Vitis* through the application of cytokinins. Male flowers are transformed into hermaphroditic, self fertile flowers. Among the various chemicals evaluated, only benzyladenin at 100 p.p.m. was active, provided that applications were started early enough and were continued until anthesis.

This modification of sex expression provides new opportunities for the study of the genetical control of sex in vines as it makes possible a number of « impossible » crosses, as well as for vine breeding in making possible the use as females of male clones, either for selfing or for crossing.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Baranov P., Raikova I., 1929-1930. Fleur « mâle » de la vigne. *Bull. appl. Bot. Plant Genet.* Leningrad, **24**, 283-300.

Doazan J.-P., Rives M., 1967. Mise au point sur le déterminisme génétique du sexe dans le genre *Vitis*. *Ann. Amélior. Plantes*, **17** (1), 105-111.

Durand B., 1966. Action d'une kinétine sur les caractères sexuels de *Mercurialis annua* L. *C. R. Acad. Sci.*, **263**, 1309-1311.

Durand B., 1967. L'expression du sexe chez les Mercuriales annuelles. *Bull. Soc. Fr. Physiol. vég.*, **13**, 195-202.

Gargiulo A. A., 1968. Cambio de sexo en vid. Transformación de flores masculinas en hermaphroditas mediante la aplicación de una kinina sintética. *Vitis.*, **7**, 294-298.

Ivanova-Paroiskaya M., 1929-1930. The sterility of the pollen in the « female » grape varieties of Asia Media. *Bull. appl. Bot. Genet. Plant. Breed.*, Leningrad, **24**, 93-166.

Levadoux L., 1946. Étude de la fleur et de la sexualité chez la vigne. *Ann. Éc. nation. sup. agron.* Montpellier, **27**, 1-89.

Negi S. S., Olmo H. P., 1966. Sex conversion in a male *Vitis vinifera* L. by a kinin. *Science*, **152**, 1624-1625.

Weaver R. S., Van Overbeek J., Pool R. M., 1965. Induction of fruit set in *Vitis vinifera* L. by a kinin. *Nature*, **206**, 952-953.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, 20 (1), 87-103.

# RECHERCHES SUR L'ASPHYXIE RADICULAIRE DES ARBRES FRUITIERS A NOYAU

## I. — Rôle éventuel de certaines substances présentes dans les racines de pêcher *P. persica*

G. SALESSES* et C. JUSTE**
avec la collaboration technique de A. Bonnet

**Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,*
***Station d'Agronomie,*
*Centre de Recherches de Bordeaux, 33 - Pont-de-la-Maye*
*Institut national de la Recherche agronomique*

---

RÉSUMÉ

Après avoir montré l'influence, lors d'une période de submersion du Pêcher, de substances contenues dans les racines de cette espèce, les auteurs essaient d'estimer l'effet inhibiteur d'extraits aqueux de bois et d'écorce de racines de pêchers GF 305 par des tests biologiques sur Maïs en boîtes de Pétri, puis d'identifier la substance responsable de l'effet inhibiteur observé.

---

## INTRODUCTION

L'importance des dégâts causés par l'asphyxie radiculaire des arbres fruitiers (Bernhard, Saunier, 1967) justifie une étude des causes de ce phénomène : il suffit de rappeler que les pluies de l'automne et de l'hiver 1960 ont causé la disparition de 8 à 10 p. 100 des pêchers greffés sur francs dans la région du Sud-Ouest (150 000 arbres pour le seul département du Tarn-et-Garonne et 70 000 pour la basse vallée de la Dordogne). La pluviosité excessive de l'hiver 1965 paraît avoir eu des conséquences plus désastreuses encore.

Les quelques travaux et les nombreuses observations réalisés au sujet de l'asphyxie radiculaire des arbres fruitiers démontrent clairement que le comportement vis-à-vis de cet accident est avant tout une propriété du système radiculaire.

Parmi les porte-greffes utilisés, en particulier pour la culture du Pêcher, les semis de cette espèce occupaient la première place. Ce matériel étant très sensible à l'asphyxie, on lui préfère maintenant dans les situations limites, certains pruniers tri-, penta- ou hexaploïdes plus tolérants (BERNHARD 1962, SAUNIER, 1966).

Des travaux (PATRICK, 1955; WARD et DURKEE, 1956) concernant la fatigue des sols en arboriculture fruitière, ont mis l'accent sur le rôle primordial joué dans ces accidents par un hétéroside cyanogénique, l'amygdaline, présent en quantité importante dans les racines de Pêcher. L'hydrolyse de ce composé libère deux corps toxiques : l'acide cyanhydrique et l'aldéhyde benzoïque ; elle se produit généralement par la mise en contact de l'hétéroside et de l'enzyme responsable (l'émulsine) présents tous deux, en des sites différents, dans les racines de Pêcher.

Les travaux de ROWE (1966), dont nous avons eu connaissance alors que notre étude était déjà très avancée — ont montré qu'en condition d'anaérobiose très poussée, la mise en contact de l'enzyme et de l'hétéroside peut se produire en raison de la perte du caractère semi-perméable des parois cellulaires isolant les deux corps.

D'autre part, WARD et DURKEE (1956) ont mis en évidence que c'était dans l'écorce (1) des racines que se trouvait la plus forte concentration en amygdaline. Compte tenu du caractère hydrosoluble de cet hétéroside, il est possible que le maintien des racines dans un milieu saturé en eau, entraîne la diffusion de l'amygdaline dans le milieu extérieur, qui peut alors devenir phytotoxique pour peu que l'agent hydrolysant soit lui-même présent dans ce milieu, soit parce qu'il a lui aussi été émis par les racines, soit parce qu'il résulte de l'activité microbienne. Il est donc vraisemblable qu'un même facteur (hydrolyse de l'amygdaline et libération de substances toxiques) permette d'expliquer, au moins en partie, chez les arbres fruitiers à noyau, le phénomène d'asphyxie radiculaire et celui de fatigue du sol.

C'est en nous appuyant sur cette hypothèse que nous avons orienté nos recherches sur l'asphyxie radiculaire des arbres fruitiers, avec l'espoir de pouvoir déboucher sur la mise au point d'un test précoce qui faciliterait la sélection de porte-greffes tolérants ou, peut-être même, sur une méthode de lutte plus directe basée sur une modification des propriétés physico-chimiques du sol qui entraînerait la disparition ou une atténuation notable des manifestations de cette anomalie.

L'objet du présent mémoire est de résumer nos résultats concernant :

1. l'influence de poudres de bois et d'écorce de racines de Pêcher sur le phénomène d'asphyxie radiculaire de cette même espèce ;

2. l'utilisation d'un test biologique en vue d'estimer l'effet inhibiteur d'exsorbats ou d'extraits aqueux de racines de Pêcher ;

3. l'identification des substances responsables de cet effet.

(1) Écorce : au sens large, y compris le liber.

## I. — INFLUENCE DE POUDRES DE BOIS ET D'ÉCORCE DE RACINES DE PÊCHER SUR LE COMPORTEMENT DE CE DERNIER AU COURS D'UNE PÉRIODE DE SUBMERSION

### A. — *Matériel et méthodes*

L'essai a été réalisé en petits vases de végétation à alimentation hydrique ascendante, type pot Riviera. Chaque pot contient 1 kg de terre fine tamisée à 2 mm : il s'agit d'un sol sableux, très pauvre en matière organique (sol de graves) mais auquel on a ajouté une fumure minérale abondante :

250 mg de potasse par kg de terre (sulfate de potasse),
250 mg d'acide phosphorique par kg de terre (superphosphate à 25 p. 100),
100 mg de magnésie par kg de terre, sous forme de sulfate de magnésium,
200 mg d'azote par kg de terre (ammonitrate à 33 p. 100).

On a particulièrement exagéré l'apport d'azote, de manière à éviter une immobilisation de cet élément dans les pots appelés à recevoir une quantité importante de matière organique présentant un rapport C/N élevé comme la poudre d'écorce ou de bois (F. E. Allison, 1965). Chaque pot a reçu un plant de pêcher GF 305 âgé de 15 jours ; cette lignée a été choisie en raison de son homogénéité.

Les poudres de bois et d'écorces ont été obtenues par broyage de l'écorce ou du bois de racines prélevés sur un arbre adulte GF 305 ; ce matériel était ensuite séché à 30-35°C.

L'essai a comporté les six traitements suivants, répétés chacun cinq fois :

A = sol témoin,
B = sol enrichi à 0,8 p. 100 avec de la poudre d'écorce de racines,
C = sol enrichi à 0,8 p. 100 avec de la poudre de bois de racines,
D = sol témoin, totalement submergé après la reprise végétative des plants,
E = sol enrichi à 0,8 p. 100 avec de la poudre d'écorce et totalement submergé après reprise végétative,
F = sol enrichi à 0,8 p. 100 avec de la poudre de bois et totalement submergé après reprise végétative.

### B. — *Résultats obtenus*

1. *Symptômes d'asphyxie.*

Les premiers symptômes d'asphyxie sont observés cinq jours après la submersion : dans le traitement F, on peut noter un jaunissement de deux à trois feuilles à la base de chaque plant ; dans le traitement E, le jaunissement intéresse de deux à sept feuilles suivant les individus mais les autres feuilles, encore vertes, présentent des signes nets de flétrissement non observés dans le traitement précédent. Jaunissement et flétrissement des feuilles s'accentuent ensuite assez rapidement dans les deux traitements ci-dessus, alors qu'il faut attendre le vingtième jour après la submersion pour voir de légers symptômes de jaunissement apparaître sur le lot D (fig. 1). On n'observe aucun symptôme sur les trois autres traitements.

A la fin de l'expérience on constate que les racines des plants asphyxiés sont brunâtres (tissus morts) et dégagent une « odeur alcoolique ».

2. *Croissance.*

Les mesures de hauteur de scions ont été réalisées pendant vingt jours à compter

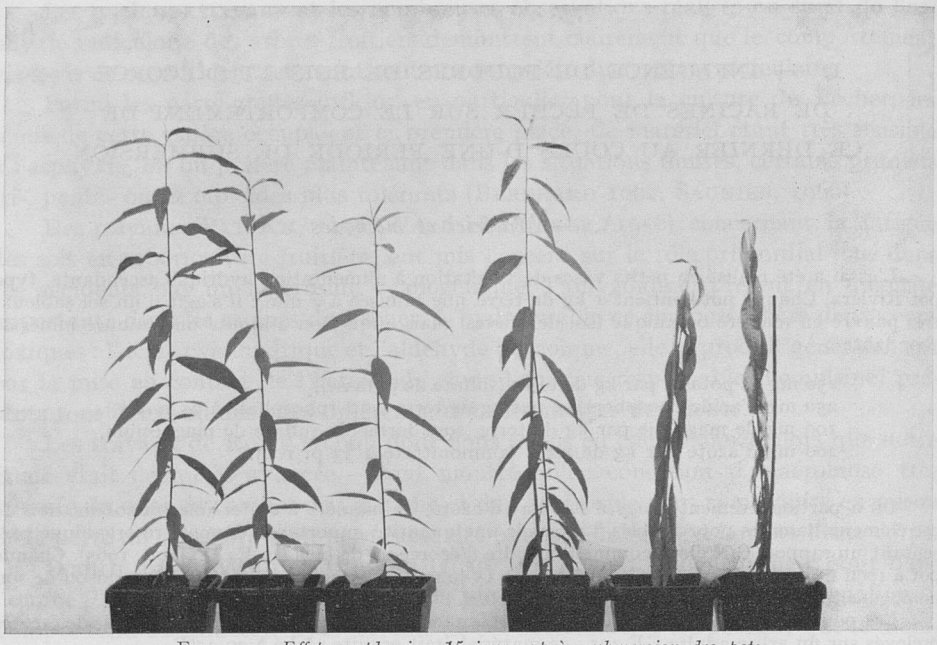


FIG. 1. — *Effet « asphyxie » 15 jours après submersion des pots*

Les trois pots de gauche : sans submersion
Les trois pots de droite : avec submersion

Dans chaque lot, de gauche à droite :

- sol témoin
- sol enrichi en poudre d'écorce de racines de pêchers adultes
- sol enrichi en poudre de bois de racines de pêchers adultes

TABLEAU I

*Influence de la submersion du sol et de l'addition à ce dernier, de poudre de bois ou d'écorce de racines de Pêcher adulte sur la croissance de jeunes plants de Pêcher*

| | Sol témoin (A) | Sol submergé (D) | Sol + écorce (B) | Sol + écorce submergés (E) | Sol + bois (C) | Sol + bois submergés (F) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Hauteur moyenne des plants (en cm):* | | | | | | |
| Jour de submersion ..... | 41,7 | 50,2 | 40,3 | 43,1 | 35,3 | 35,3 |
| 5e jour ..... | 46,3 | 51,8 | 55,0 | 45,5 | 37,8 | 36,6 |
| 12e jour ..... | 52,6 | 60,3 | 49,3 | 45,9 | 41,2 | 36,9 |
| 15e jour ..... | 54,8 | 61,7 | 51,6 | 46,1 | 43,1 | 37,2 |
| 20e jour ..... | 57,8 | 62,2 | 53,6 | 46,1 | 45,3 | 37,2 |
| *Croissance moyenne pendant les 20 jours (en cm)* ..... | 16,1 | 12,0 | 13,3 | 3,0 | 10,0 | 1,9 |
| *Diminution de croissance (en p. 100 par rapport au traitement « sol témoin »)* ..... | — | — 25 | — 17,3 | — 81 | — 37,8 | — 88 |

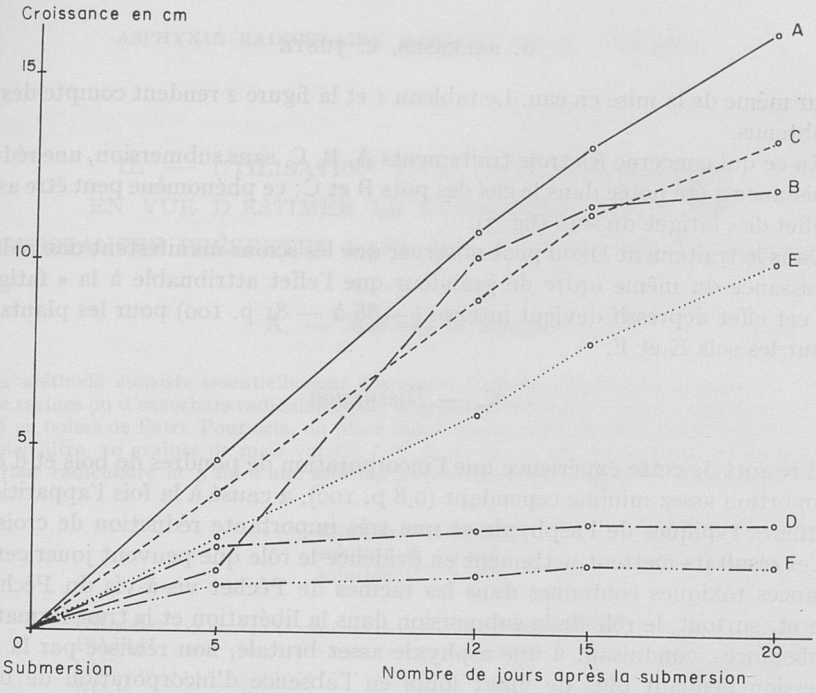



FIG. 2. — *Influence de la submersion du sol et de l'addition à ce dernier de poudres d'écorce ou de bois de racines de pêchers adultes sur la croissance de jeunes plants de Pêcher*

A. sol témoin, B. sol submergé, C. sol enrichi en poudre d'écorce de racines de Pêcher, D. sol enrichi en poudre d'écorce de racines de Pêcher et submergé, E. sol enrichi en poudre de bois de racines de Pêcher, F. sol enrichi en poudre de bois de racines de Pêcher et submergé

FIG. 3. — *Effet « fatigue du sol » observé dans les pots non submergés*
(30 jours après le début de l'expérience)

De gauche à droite : – sol témoin, – sol enrichi en poudre d'écorce de racines de pêchers adultes – sol enrichi en poudre de bois de pêchers adultes

du jour même de la mise en eau. Le tableau 1 et la figure 2 rendent compte des résultats obtenus.

En ce qui concerne les trois traitements A, B, C, sans submersion, une réduction de croissance a été notée dans le cas des pots B et C : ce phénomène peut être assimilé à un effet de « fatigue du sol » (fig. 3).

Dans le traitement D, on peut observer que les scions manifestent une réduction de croissance du même ordre de grandeur que l'effet attribuable à la « fatigue du sol » ; cet effet dépressif devient intense (— 88 à — 81 p. 100) pour les plants végétant sur les sols E et F.

### C. — *Discussion*

Il ressort de cette expérience que l'incorporation de poudres de bois et d'écorce, en proportion assez minime cependant (0,8 p. 100), a causé à la fois l'apparition des symptômes typiques de l'asphyxie et une très importante réduction de croissance.

Ces résultats mettent nettement en évidence le rôle que peuvent jouer certaines substances toxiques contenues dans les racines de Pêcher vis-à-vis du Pêcher lui-même et, surtout, le rôle de la submersion dans la libération et la transformation de ces substances, conduisant à une asphyxie assez brutale, non réalisée par la simple submersion pendant plus de vingt jours en l'absence d'incorporation de bois ou d'écorce.

Il convient cependant de souligner que la brutalité de l'effet observé est à relier au fait que les diverses parties de racine (bois ou écorce) sont incorporées dans le sol sous forme de poudre : il est vraisemblable que, dans les conditions naturelles, la libération de substances toxiques est plus progressive en raison de la dimension plus grossière des fragments végétaux existant dans le sol ou de la lenteur du phénomène d'exsorption pouvant se produire à partir des racines vivant dans un sol gorgé d'eau.

Des dosages effectués sur racines de pêchers GF 305 adultes, confirmant ceux de WARD et DURKEE (1956), montrent que le bois contient de 3 à 5 fois moins d'amygdaline que l'écorce (tabl. 2).

TABLEAU 2

*Teneurs en amygdaline de quelques échantillons d'écorce et de bois provenant de racines de Pêcher 305 adulte*

| | (...) En % de la matière sèche | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Écorce ..... | 4,33 | 3,38 | | 3,77 | 6,68 |
| Bois ..... | 1,34 | | 1,23 | | |

Les effets très comparables obtenus avec le bois ou avec l'écorce dans l'expérience précédente, montrent que les quantités introduites dans le sol lorsqu'on l'enrichit avec du bois, sont suffisantes pour entraîner un arrêt total de la végétation des jeunes plants de Pêcher.

## II. — UTILISATION D'UN TEST BIOLOGIQUE EN VUE D'ESTIMER LE CARACTÈRE INHIBITEUR DE SUBSTANCES PRÉSENTES DANS LES RACINES DE PÊCHER GF 305

### A. — *Matériel et méthodes*

La méthode consiste essentiellement à mesurer l'influence d'extraits aqueux d'écorce et de bois de racines ou d'exsorbats radiculaires sur la germination et la croissance de plantules de maïs cultivé en boîtes de Pétri. Pour cela, on place dans chaque boîte de Pétri, dont le fond est tapissé de papier-filtre, 10 graines de maïs variété *I.N.R.A.* 420 et on ajoute 5 ml d'extrait aqueux ou d'exsorbat radiculaire et 5 ml d'une solution nutritive complète dont la composition est la suivant :

solution A : 1 litre
solution B : 1 ml
solution C : 1 ml

| | | |
|---|---|---|
| $(NO_3)_2Ca$ | 818 mg/litre | Solution A |
| $PO_4H_2K$ | 544 — | |
| CIK | 30 — | |
| $NO_3K$ | 100 — | |
| $SO_4Mg, 7\ H_2O$ | 460 — | |
| $Cl_2Mn, 4H_2O$ | 2 g/litre | Solution B |
| $BO_3H_2$ | 2 — | |
| $SO_4Cu, 5H_2O$ | 0,33 — | |
| $(NH_4)_6\ Mo_2\ O_{24}, 4\ H_2O$ | 0,12 — | |
| $SO_4\ Zn, 7H_2O$ | 100 mg/100 ml | Solution C |
| $SO_4\ Fe, 7H_2O$ | 1 g/100 ml | |

Les boîtes sont placées pendant quatre jours à l'intérieur d'une étuve réglée à 25°C et à l'obscurité. Au bout de quatre jours, la racine principale de chaque plantule est prélevée, séchée à l'étuve et pesée. Chaque traitement comporte au moins 5 boîtes contenant chacune 10 graines ; l'interprétation statistique porte sur le poids sec moyen des racines de chaque boîte.

### B. — *Effet d'exsorbats de racines de jeunes plants de Pêcher*

Deux essais ont été réalisés :

1. Dans le premier essai, un et deux pêchers entiers sont mis à exsorber (système radiculaire immergé) respectivemnt dans 750 et 1 500 ml d'eau pendant 20 heures à 20-22°C. L'eau dans laquelle ont séjourné les racines est simplement filtrée puis utilisée telle quelle pour les tests biologiques.

Résultats : dans les deux cas, on observe que les exsorbats ont un effet hautement stimulant sur la croissance des racines du maïs ; cet effet est de l'ordre de 40 p. 100 par rapport au témoin (tabl. 3).

2. Dans le deuxième essai, un système radiculaire de Pêcher 305 (âgé de 3 mois) ayant un poids frais de 6 g a été débité en fragments de 4 à 6 cm et mis à exsorber dans 500 ml. d'eau pendant 20 heures. Comme dans le cas précédent, on note essentiellement un effet stimulant de l'ordre de 19 p. 100 sur la croissance des racines du maïs (différence significative au seuil de 5 p. 100).

Ces deux essais mettent donc bien en évidence l'effet stimulant très net des exsorbats de jeunes systèmes radiculaires de Pêcher : il est vraisemblable que ces systèmes émettent dans le milieu extérieur une ou plusieurs substances stimulantes dont l'identification reste à effectuer.

TABLEAU 3

*Influence des exsorbats de racines de jeunes plants de Pêcher 305 sur la croissance des racines de Maïs*

| | Poids moyen des racines de maïs séchées à 105°C (en mg) | Pourcentage de variation par rapport au témoin |
|---|---|---|
| Témoin ..... | 11,4 | |
| Exsorbat 1 ..... | 16,7 (1) | + 46 |
| Exsorbat 2 ..... | 15,4 (1) | + 35 |

(1) Résultat significativement différent du témoin au seuil de 1 p. 100.

## C. — *Comparaison de l'effet d'extraits aqueux de fragments et de poudres de racines jeunes et adultes*

On a prélevé, sur des plantes jeunes et adultes, des racines de taille équivalente : un premier lot a été constitué en mettant des fragments de 4 à 5 cm de long à exsorber pendant 24 heures dans 60 ml d'eau distillée (6 g de fragments pour 60 ml). Le

TABLEAU 4

*Caractéristiques des extraits aqueux de racines de Pêcher 305 et leur influence sur la croissance de racines du Maïs*

| | pH | Résistivité (en ohms. $cm^{-1}$) | Poids moyen des racines du maïs séchées à 105°C (en mg) | Pourcentage de variation par rapport au témoin |
|---|---|---|---|---|
| Fragments — jeunes ... | 5,60 | 1 108 | 3,55 | — 3,2 |
| Poudre — jeunes ..... | 5,65 | 1 848 | 3,92 | + 6,8 |
| Fragments — adultes ... | 5,40 | 1 584 | 3,07 (1) | — 16,3 |
| Poudre — adultes ..... | 5,60 | 1 320 | 2,74 (1) | — 25,3 |
| Témoin ..... | | | 3,67 | — |

(1) Résultat significativement différent du témoin au seuil de 1 p. 100.

deuxième lot, extrait aqueux de poudre, a été réalisé en agitant pendant une heure 10 g d'une poudre de racine entière (préalablement séchée à 35°C), au contact de 100 ml d'eau distillée ; l'extrait a été séparé par centrifugation et filtration.

Les caractéristiques des différents extraits (pH et résistivité) et leur influence sur la croissance des racines de maïs figurent dans le tableau 4.

On met en évidence un effet dépressif (— 25 p. 100) pour l'extrait obtenu à partir de poudre de racines adultes ainsi qu'un effet dépressif (— 16 p. 100) pour l'extrait obtenu à partir de fragments de ces mêmes racines, alors que les extraits de racines jeunes ne modifient pas la croissance du maïs.

Cette expérience démontre donc que ce sont les racines de Pêcher adulte qui donnent lieu à une accumulation notable de substances inhibitrices réduisant la croissance des jeunes racines du maïs : l'effet dépressif ne peut en effet s'expliquer par des considérations de pH ou d'effet de sels, car les pH et les résistivités des différents extraits sont très voisins et en tous les cas fort compatibles avec une croissance normale du maïs. (La résistivité de la solution utilisée pour les boîtes « témoins » — solution nutritive + eau — est de l'ordre de 7 à 800 ohms.cm$^{-1}$).

### D. — *Comparaison de l'effet d'extraits de poudres de bois et d'écorce*

Dans l'expérience précédente, on a démontré qu'il existait dans les racines de pêcher adulte une substance hydrosoluble hautement inhibitrice pour les jeunes plantules de maïs : dans le but de localiser cette substance, on a comparé l'inhibition, d'une part, de la poudre d'écorce de racine et d'autre part, de la poudre de bois provenant de la même racine : les poudres et les extraits dont les caractéristiques figurent dans le tableau 5, ont été préparés de la même manière que précédemment.

TABLEAU 5

*Comparaison de l'effet d'extraits aqueux de poudre d'écorce ou de poudre de bois de racines de Pêcher 305 sur la croissance des racines du Maïs*

| | pH | Résistivité (en ohms.cm$^{-1}$) | Poids moyen des racines du maïs séchées à 105°C (en mg) | Pourcentage de variation par rapport au témoin |
|---|---|---|---|---|
| Bois | 6,0 | 2 304 | 20,12 | — 8,00 |
| Écorce | 5,1 | 720 | 14,60 (1) | — 33,20 |
| Témoin | — | — | 21,88 | |

(1) Résultat significativement différent du témoin au seuil de 1 p. 100.

Les résultats montrent (tabl. 5) que l'extrait d'écorce est beaucoup plus inhibiteur que l'extrait de poudre de bois : c'est donc dans l'écorce qu'existent les plus fortes teneurs en principe inhibiteur. Cette observation a été confirmée par une série de huit autres essais biologiques, au cours desquels on a pu observer qu'à la concentration de 10 p. 100 les extraits aqueux d'écorce de racine de Pêcher adulte exercent

un effet dépressif sur les jeunes racines de maïs : cet effet varie, selon les expériences, de — 43 à — 68 p. 100 (fig. 4).

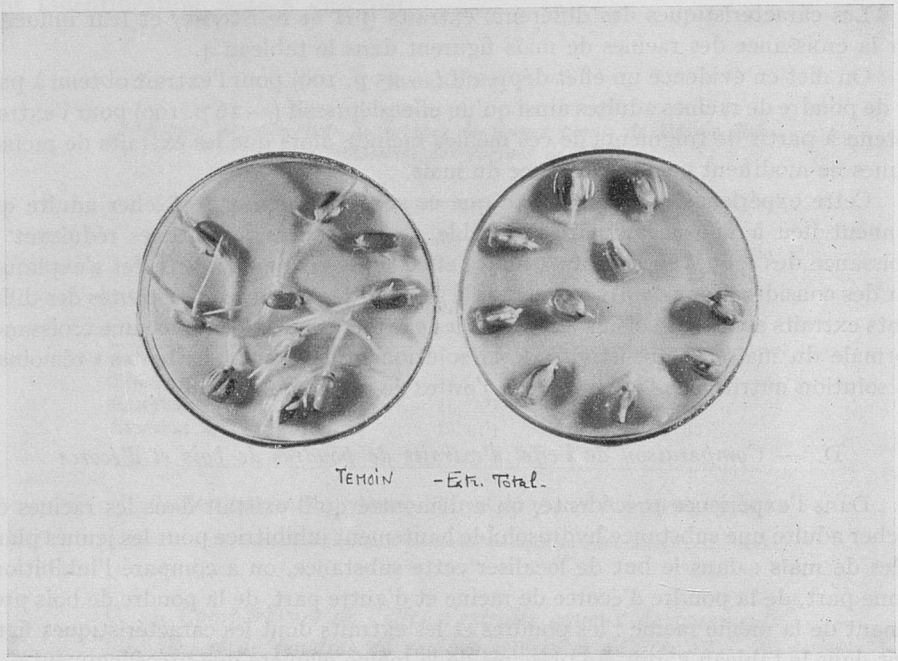



FIG. 4. — *Influence des extraits aqueux de poudre d'écorce de racines de pêchers adultes sur la croissance du Maïs en boîtes de Pétri*

## III. — ESSAI D'IDENTIFICATION DES SUBSTANCES RESPONSABLES

### A. — *Mise en évidence du caractère volatil des substances inhibitrices contenues dans les extraits de poudres d'écorce*

Au cours des expériences précédentes, il a été démontré que c'est essentiellement dans l'écorce des racines de pêchers adultes qu'existent les plus fortes teneurs en principes inhibiteurs ; compte tenu du fait déjà signalé que c'est précisément dans cette partie du végétal que l'on rencontre les plus fortes teneurs en amygdaline, on peut être tenté d'attribuer aux produits de l'hydrolyse de ce composé, l'effet inhibiteur observé. Comme il existe aussi dans les écorces une quantité importante de tannins, on peut également émettre l'hypothèse suivante : l'effet inhibiteur plus important des extraits aqueux d'écorces est peut-être dû à ces composés. Pour lever cette incertitude, l'expérience suivante a été réalisée.

*Technique :* Dans le but d'éviter le contact direct des racines du maïs avec les extraits aqueux d'écorce, on place ceux-ci dans un petit cristallisoir situé au centre de la boîte de Pétri (fig. 5) La germination et la croissance des plantules de maïs ont été comparées à celles observées pour des graines placées directement au contact des extraits aqueux, le cristallisoir central recevant alors un volume d'eau identique au volume d'extrait aqueux utilisé.

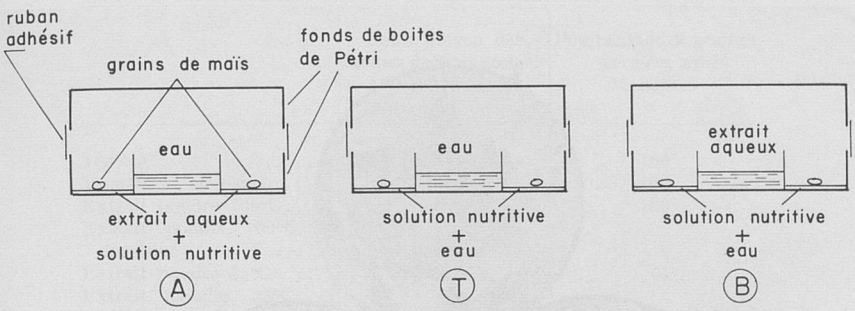



FIG. 5. — *Dispositif utilisé pour mettre en évidence le caractère volatil des substances inhibitrices contenues dans les extraits aqueux*

A. extrait aqueux en contact direct avec les grains de Maïs,
T. témoin,
B. extrait aqueux placé dans un cristallisoir central

Trois séries d'expériences conçues dans cet esprit ont été réalisées :

1. *Essai réalisé dans des boîtes de Pétri non hermétiquement closes.*

Dans cet essai, les boîtes de Pétri sont utilisées de façon classique, le couvercle étant simplement posé sur la boîte.

On observe alors un effet dépressif sur la croissance du maïs hautement significatif (— 26 p. 100) quand l'extrait est placé dans le cristallisoir central.

L'extrait aqueux d'écorce contient donc une substance volatile fortement inhibitrice, ce qui élimine l'hypothèse d'un effet principal, lié aux tannins présents dans l'extrait aqueux.

2. *Essai réalisé dans des boîtes de Pétri hermétiquement closes.*

Dans ce cas, on a recouvert les boîtes de Pétri non pas de leur couvercle habituel mais avec le fond d'une autre boîte, les deux parties étant scellées l'une à l'autre par du ruban adhésif.

On observe alors un effet brutal sur la germination : en effet, 48 heures après la mise en place de l'essai, les semences de maïs ont germé à 97 p. 100 chez le témoin, alors qu'aucune germination n'est notée dans le cas de l'extrait aqueux mis au contact direct des racines de maïs ni dans le cas de l'extrait placé dans le cristallisoir. Par la suite, les graines finissent par germer mais la longueur des racines ne dépasse jamais 1,5 cm alors qu'elle est de l'ordre de 4 à 5 cm en moyenne pour le témoin.

Cette exagération de l'effet inhibiteur des extraits aqueux d'écorce de racine, confirme le caractère volatil des substances responsables de cet effet.

3. *Comparaison de l'effet inhibiteur des extraits aqueux d'écorce sur la germination et la croissance proprement dite des racines du maïs.*

Des graines de maïs préalablement germées (racine ayant 1 cm de longueur) sont placées dans les boîtes de Pétri hermétiquement closes.

On observe que l'extrait aqueux placé au contact direct des plantules ou dans le cristallisoir central inhibe fortement la croissance des racines (— 46 p. 100 par rapport au témoin dans le cas où l'extrait est dans le cristallisoir central) (fig. 6).

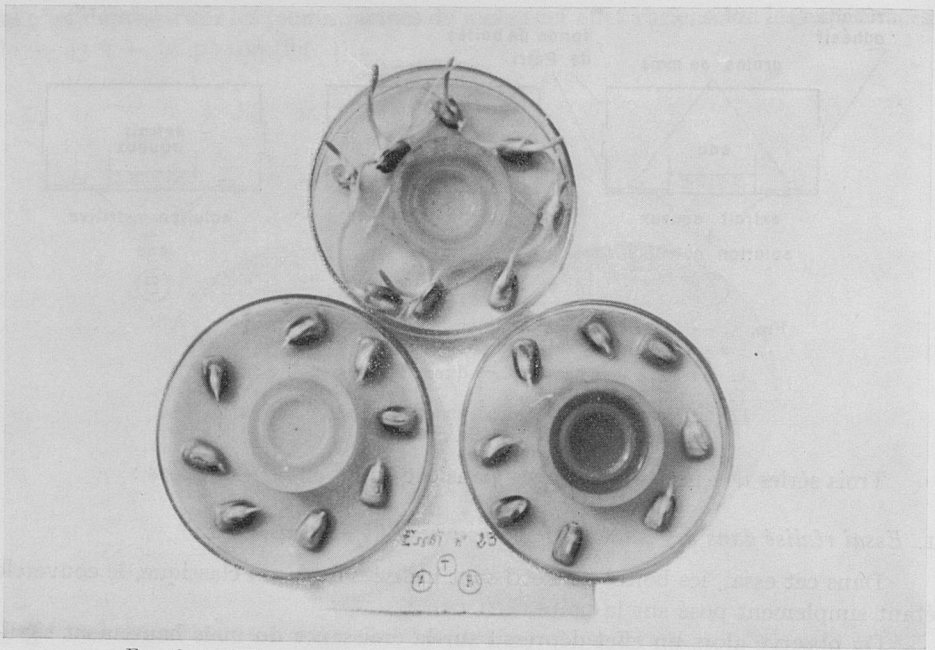


FIG. 6. — *Mise en évidence du caractère volatil des substances inhibitrices contenues dans l'extrait aqueux de poudre d'écorce de pêchers adultes*

A. extrait aqueux en contact direct avec les grains de Maïs,
T. témoin (le cristallisoir central ne contient que de l'eau),
B. extrait aqueux placé dans un cristallisoir central

Les substances volatiles émises par l'extrait aqueux ont donc une action inhibitrice très nette, aussi bien sur la croissance que sur la germination des plantules de maïs.

Ces divers essais montrent donc bien le caractère volatil des substances responsables de l'effet inhibiteur des extraits aqueux d'écorce de racines de Pêcher. On peut penser alors qu'il s'agit bien de produits d'hydrolyse de l'amygdaline présente en quantité importante dans l'écorce et qui libère effectivement, par hydrolyse, des produits volatils comme l'acide cyanhydrique et l'aldéhyde benzoïque.

### B. — *Rôle du couple amygdaline - émulsine dans la manifestation de l'effet inhibiteur des extraits aqueux d'écorce*

Les deux essais décrits ci-dessous ont pour but de mettre en évidence que la production de substances toxiques dans les extraits aqueux est bien liée à l'hydrolyse biologique de l'amygdaline.

*Essai n° 1.*

On a déposé dans des boîtes de Pétri, un extrait aqueux provenant d'écorce séchée à 35°C ou à 100°C et on a ajouté ou non dans ces boîtes, de l'émulsine du commerce (N.B.C.) à raison de 1,63 mg par boîte. Les six traitements suivants ont été effectués :

1. Témoin.
2. Témoin + émulsine.

TABLEAU 6

*Importance de l'émulsine dans la manifestation de l'effet inhibiteur d'extraits aqueux de poudre d'écorce de racines de Pêcher adulte*

| | Poids moyen des racines de maïs séchées à 105°C (en mg) | Pourcentage de graines germées après 72 heures |
|---|---|---|
| Témoin ..... | 7,30 | 100 |
| Témoin + émulsine ..... | 7,52 | 100 |
| Extrait poudre 100°C ..... | 3,22 | 100 |
| Extrait poudre 100°C + émulsine ..... | 0,53 (1) | 6 |
| Extrait poudre 35°C ..... | 2,26 (1) | 61 |
| Extrait poudre 25°C + émulsine ..... | 1,65 (1) | 15 |

(1) Résultat significativement différent du témoin au seuil de 1 p. 100.

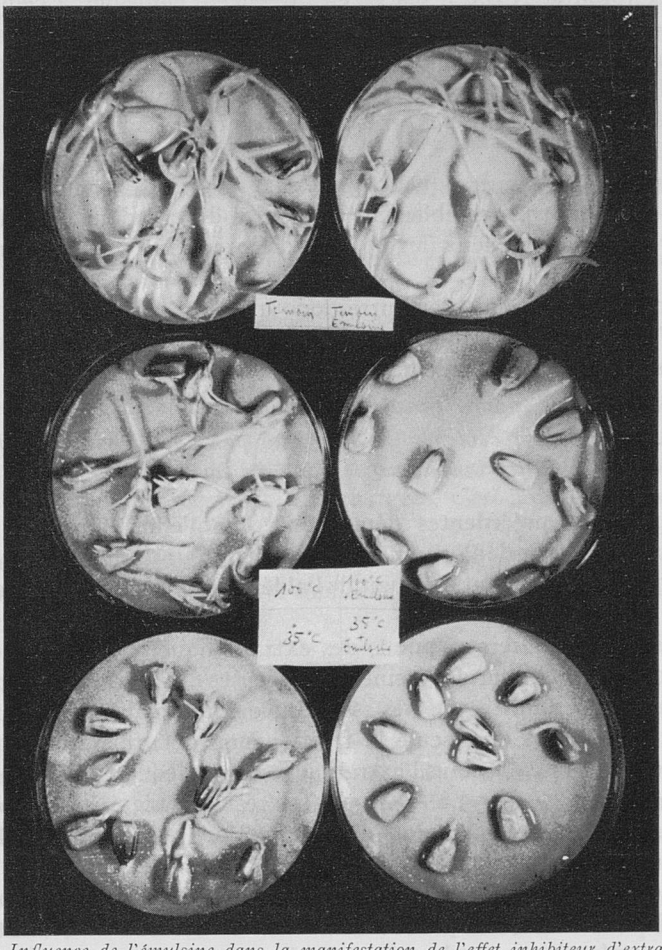


FIG. 7. — *Influence de l'émulsine dans la manifestation de l'effet inhibiteur d'extraits aqueux de poudre d'écorce de racines de pêchers adultes*

De haut en bas : • témoin, • extrait aqueux de poudre d'écorce séchée à 100°C, • extrait aqueux de poudre d'écorce séchée à 35°C

A gauche, sans émulsine A droite, avec émulsine.

3. Extrait aqueux de poudre d'écorce de pêcher 305 adulte, séchée à 35°C.
4. Extrait aqueux de poudre d'écorce de pêcher 305 adulte, séchée à 100°C.
5. Extrait aqueux de poudre d'écorce de pêcher 305 adulte, séchée à 35°C + émulsine.
6. Extrait aqueux de poudre d'écorce de pêcher 305 adulte, séchée à 100°C + émulsine.

Les résultats obtenus (tabl. 6 et fig. 7) mettent nettement en évidence les faits suivants :

L'émulsine seule n'exerce aucun effet dépressif,

— le séchage de la poudre à 100°C diminue l'effet inhibiteur des extraits aqueux, aussi bien sur la germination que sur la croissance des racines : à cette température, la totalité de l'enzyme naturellement présent est détruite ;

— l'adjonction d'émulsine aux extraits aqueux préparés à partir d'écorce chauffée même à 100°C rétablit l'effet dépressif.

*Essai n° 2.*

Cet essai a pour but de comparer l'effet inhibiteur d'une solution d'amygdaline du commerce (produit N.B.C.), placée en présence d'émulsine, à celui d'un extrait aqueux d'écorce de racine de pêcher adulte ; la concentration en amygdaline utilisée est du même ordre de grandeur que celle mise en évidence dans les extraits aqueux d'écorce (soit environ 0,3 p. 100). Le pH de la solution « amygdaline + émulsine » ainsi préparée est de 5,1, donc très sensiblement égal à celui des divers extraits aqueux d'écorce de Pêcher.

Les résultats obtenus indiquent que l'effet dépressif obtenu est de l'ordre de — 55,90 p. 100, soit très sensiblement de l'ordre de grandeur des effets dépressifs produits par les extraits aqueux (à 10 p. 100) d'écorce de Pêcher au cours des diverses expériences.

L'ensemble de ces essais démontre donc que l'on peut attribuer aux produits volatils de l'hydrolyse de l'amygdaline (acide cyanhydrique et aldéhyde benzoïque) l'effet dépressif des extraits aqueux d'écorce de racine de Pêcher.

### C. — *Mise en évidence du rôle joué par l'acide cyanhydrique dans l'effet inhibiteur des extraits aqueux de Pêcher*

Les expériences précédentes démontrent que l'effet inhibiteur des extraits aqueux d'écorce de racine de Pêcher est bien dû aux produits de l'hydrolyse de l'amygdaline, sans préciser cependant s'il s'agit de l'aldéhyde benzoïque ou de l'acide cyanhydrique.

Pour essayer d'éclaircir ce point, des extraits aqueux d'écorce de racines ont été passés à deux reprises sur des résines échangeuses d'anions ou de cations (Amberlite I.R.A. 400 ou Permutite 50). Les essais biologiques réalisés à partir des extraits ainsi traités démontrent que, seule la fraction non débarrassée des anions et des substances neutres présentes dans l'extrait aqueux, possède un effet dépressif variant selon les expériences, de — 33 à — 45 p. 100 (résultats significativement différents du témoin au seuil de 1 p. 100), alors que les fractions contenant tous les cations de l'extrait aqueux et les substances neutres n'ont aucun effet inhibiteur (fig. 8).

Ceci tend donc à démontrer que les substances inhibitrices présentes à un instant donné dans les extraits aqueux d'écorce de racines de Pêcher sont, selon toute vraisemblance, négativement chargées : la disparition du caractère inhibiteur des

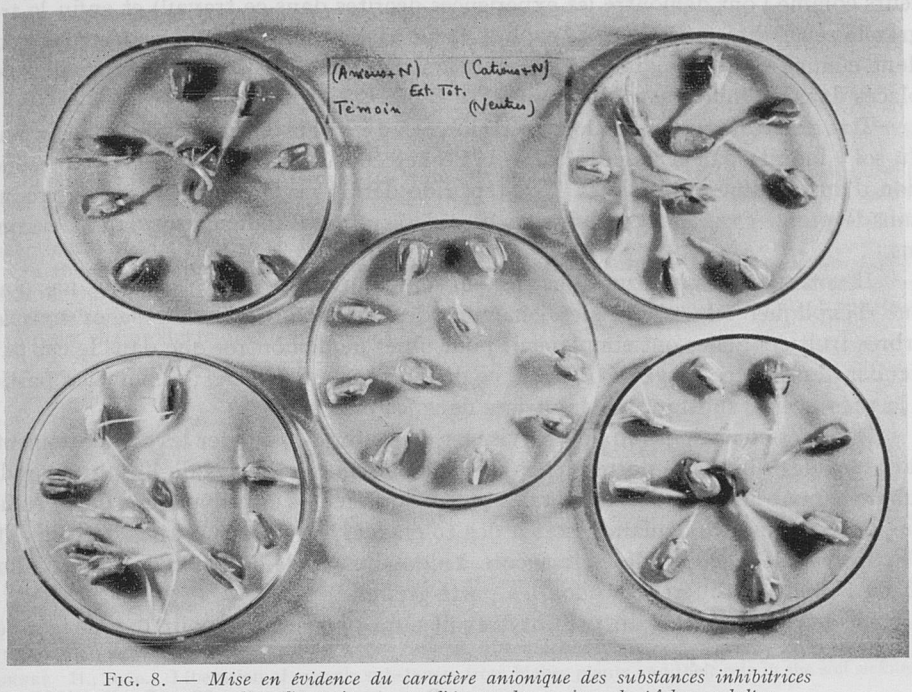



FIG. 8. — *Mise en évidence du caractère anionique des substances inhibitrices contenues dans l'extrait aqueux d'écorce des racines de pêchers adultes*

A gauche : en haut : fraction anionique (+ substances neutres) de l'extrait aqueux,
en bas : témoin.
Au centre : extrait aqueux total.
A droite : en haut : fraction cationique (+ substances neutres) de l'extrait aqueux,
en bas : fraction neutre de l'extrait aqueux.

extraits après leur passage sur résine échangeuse d'anions peut signifier en outre qu'au cours de ce passage il y a vraisemblablement hydrolyse de la majeure partie de l'amygdaline présente dans les extraits aqueux et rétention des substances inhibitrices produites qui sont négativement chargées, c'est-à-dire, de l'acide cyanhydrique.

C'est donc essentiellement à ce produit de l'hydrolyse de l'amygdaline que paraît devoir être imputé le caractère inhibiteur des extraits aqueux des écorces de racine de Pêcher.

## CONCLUSION

La submersion d'un sol préalablement enrichi avec une poudre obtenue par le broyage d'écorces ou de bois provenant de racines de Pêcher adulte provoque l'apparition brutale de symptômes d'asphyxie radiculaire chez de jeunes plants de Pêcher cultivés sur ce sol.

La convergence qui existe entre les résultats fournis par cette expérience, la mise en évidence dans l'écorce de racines de Pêcher de teneurs exceptionnellement élevées en amygdaline (dont les produits de l'hydrolyse sont extrêmement inhibi-

teurs comme l'ont démontré les expériences décrites dans ce travail) et enfin la très grande sensibilité du Pêcher à l'asphyxie radiculaire, autorise à considérer cet accident comme une conséquence de l'émission d'amygdaline par les racines d'arbres placés dans un milieu saturé en eau.

Il y aurait donc une analogie certaine entre les causes premières de la « fatigue du sol » induite par la monoculture du Pêcher et l'asphyxie radiculaire, la production d'amygdaline étant liée à l'existence de débris végétaux riches en ce produit dans le premier cas et à sa diffusion hors des systèmes radiculaires dans le second cas.

Il nous paraît opportun d'insister sur le fait que ces recherches n'ont pas pour but d'expliquer les mécanismes généraux de l'asphyxie radiculaire chez tous les arbres fruitiers : elles ont simplement pour objet de démontrer que dans le cas particulier des espèces du genre *Prunus*, ce phénomène est associé, au moins en partie, à la présence de substances inhibitrices dans les racines.

Dans ces conditions, on peut envisager de tenter d'expliquer les comportements variables des différents porte-greffes du genre *Prunus* vis-à-vis de l'asphyxie radiculaire comme étant associés soit à des teneurs différentes en amygdaline ou en émulsine des systèmes radiculaires, soit à des tolérances variables vis-à-vis des produits d'hydrolyse de l'hétéroside, soit encore à des vitesses de diffusion de l'amygdaline ou de l'émulsine différentes selon les porte-greffes.

La deuxième partie du présent travail aura précisément pour but de vérifier la validité de ces hypothèses.

*Reçu pour publication en septembre 1969.*

## REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Mme DUREAU (Station d'Agronomie) pour les dosages d'amygdaline, réalisés dans le cadre de ce travail et M. LEGRUX( Arboriculture fruitière) pour l'exécution des photos.

## SUMMARY

### RESEARCH ON RADICULAR ASPHYXIA OF STONE-FRUIT TREES I. — POSSIBLE INVOLVEMENT OF CERTAIN SUBSTANCES PRESENT IN PEACH TREE ROOTS (*P. PERSICA*)

The addition to a flooded soil of powdered wood or bark from the roots of mature GF 305 peach trees caused the sudden appearance of symptoms of root asphyxia in young plants of the same stock cultivated on that soil (fig. 1, 2 and 3) : from which it can be deduced that, in this particular case, the asphyxia may be due, in the main, to diffusion in the surrounding soil of toxic substances contained in the root fragments.

A series of experiments based on a quick biological test (measuring the effects of aqueous extracts, or of a maceration of GF 305 peach roots on the germination and growth of maize in Petri dishes) gave the following results :

*a*) aqueous extracts of the root bark of mature peach trees (GF 305) exercised an extremely strong inhibiting action (fig. 4) ;

*b*) the substances responsible for the inhibiting effect are volatile (fig. 5) ;

*c*) the addition of commercial emulsione to the aqueous bark extract increased its inhibiting effect (fig. 7) ;

*d*) the inhibiting substances are negatively charged (fig. 8).

Thus it is chiefly the hydrocyanic acid resulting from the biological hydrolysis of the amygdalin that we must consider as the main cause of the inhibiting effect observed.

In the particular case of species of the genus *Prunus* and especially of the *persica* species, it seems possible that the diffusion of amygdalin from the root system of trees growing in a water-saturated environment, and its subsequent hydrolysis, are in great part responsible for the peculiar susceptibility of these fruit trees to radicular asphyxia.

In these circumstances one may well associate the variable susceptibility to radicular asphyxia of the different *Prunus* root stocks (particularly peaches and plums) with their tendency either to accumulate and then allow to diffuse the amygdalin and enzyme responsible for the hydrolysis, or to resist the products of this hydrolysis.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


Allison F. E., 1965. Decomposition of wood and bark sawdusts in soil, nitrogen requirements and effects on plants. *U. S. D. A. Techn. Bull.* n° 1332.

Bernhard R., 1962. Comportement des porte-greffes des arbres fruitiers à noyau, vis-à-vis des conditions d'asphyxie du sol : compte rendu d'essais et d'observations. XCII[e] *Congr. Pomol. et X[e] Journée fruitière et maraîchère*, Avignon, 29-44.

Bernhard R., Saunier R., 1967. Considérations sur les mortalités d'arbres fruitiers observées au printemps 1966 dans le Sud-Ouest. *Bull. techn. Inform.*, **219**, mai 1967, 1-11.

Borner H., 1960. Liberation of organic substances from higher plants and their role in the soil sickness problem. *Bot. Rev.*, **26**, 393-424.

Conway V. M., 1940. Aeration and plant growth in wet soils. *Bot. Rev.*, **6**, 149-163.

Kramer P. J., 1940. Causes of decreased absorption of water by plants in poorly aerated media. *Amer. J. Bot.*, **27**, 216-220.

Mac Calla T. M., Haskins F. A., 1964. Phytotoxic substances from soil micro-organisms and crop residues. *Bacteriol. Rev.*, **28**, 181-207.

Patrick Z. A., 1955. The peach replant problem in Ontario : Toxic substances from microbial decomposition products of peach root residues. *Canad. J. Bot.*, **33**, 461-486.

Périgaud S., 1967. Effet du manque d'oxygène et de l'excès d'eau au niveau des racines sur la croissance et la nutrition globale de la plante. *Ann. agron.*, **18**, 485-506.

Rowe R. N., 1966. *Anaerobic metabolism and cyanogenic glycoside hydrolysis in differential sensitivity of peach, plum and pear roots to water-satured conditions.* « Thesis ». 104 p. Ph. D., University of California, Davis.

Saunier R., 1966. Méthode de détermination de la résistance à l'asphyxie radiculaire de certains porte-greffes d'arbres fruitiers. *Ann. Amélior. Plantes*, **16**, (4), 367-384.

Samtsevich S. A., 1965. Active excretions of plant roots and their significance. *Fiziol. Rastern.*, **12**, 837-846.

Ward G. M., Durkee A. B., 1956. The peach replant problem in Ontario : amygdalin content in peach root tissues. *Canad. J. Bot.*, **35**, 419-422.

Woods F. W., 1960. Biological antagonisms due to phytotoxic root exudates. *Bot. Rev.*, **26**, 546-569

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, 20 (1), 105-.

# CHRONIQUE DES LIVRES

DAGNELIE P. — THÉORIE ET MÉTHODES STATISTIQUES, APPLICATIONS AGRONOMIQUES, VOL. I. — LA STATISTIQUE DESCRIPTIVE ET LES FONDEMENTS DE L'INFÉRENCE STATISTIQUE. — Les Presses agronomiques de Gembloux. Éditions J. Duculot, Gembloux (Belgique), 1969.

Il faut bien reconnaître que très peu de bons livres de Statistique sont écrits en français. Ou bien ces livres sont par trop mathématiques, et se trouvent par conséquent hors de portée des biologistes de formation européenne normale, ou bien ils sont écrits par des gens qui, voulant bien faire, ont produit un ouvrage de vulgarisation incomplet, et même, cela se voit malheureusement, entaché d'erreurs graves.

Pierre DAGNELIE, que je connais bien pour l'avoir fréquenté comme étudiant à la Faculté des Sciences agronomiques de l'État à Gembloux, et qui est maintenant professeur ordinaire de Statistique dans cette Faculté, a réussi la gageure d'écrire un livre de très grande classe en ce sens que, tout en étant suffisamment complet dans une large variété de matières abordées, il est à la portée des biologistes conventionnels qui ont fait le petit effort nécessaire à la compréhension de l'outil mathématique simple. Un tel livre ne pouvait être écrit que par un statisticien professionnel doublé d'un biologiste de qualité. Pierre DAGNELIE est tout cela.

Les critiques que l'on pourrait faire de son ouvrage sont tellement mineures qu'il serait mesquin de les soulever ici. Je n'ai que deux souhaits à formuler. Le premier est que ce livre soit lu par tous les biologistes qui doivent se servir de l'outil statistique ; le second est que le deuxième volume de cet ouvrage, qui doit paraître prochainement, soit de la même qualité que celui-ci.

Marc A. DALEBROUX.

# RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 27, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

*Au début de chaque mémoire,* on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

*Les mémoires* seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé :* (150 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats,* à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion ;* f) *résumé* destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds les dons... ; h) *références bibliographiques.*

*Les travaux originaux en anglais* doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très *complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

*Pour les autres documents* (notes, mises au point, revues rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

*Les références bibliographiques* doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

*Pour les articles :* le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatres langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals,* ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.;* le volume ; la première et la dernière page de l'article.

*Pour les ouvrages :* le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

*Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies,* doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée et porter les numéros des figures.

*Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils* seront envoyés *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.
Il est rappelé que le format utile des Annales est : 19 × 12,5 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

*Photographies :* Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

*Correction des épreuves :* les auteurs recevront une épreuve à corriger.

*Envoi du manuscrit :* M. Mayer, Centre national de Recherches agronomiques 78-Versailles (France). On demande deux exemplaires.

Amélioration des plantes.

*Le Directeur de la publication:* M.-L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 4-1970

*Dépôt légal: 1e trimestre 1970. N° d'impression: 360.*

# ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

VOLUME 20 1970 NUMÉRO 2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, PARIS-7e

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

*Ann Amélior. Plantes* 1970, **20** (2), 115-158.

# COMPARAISON DE TROIS MODÈLES D'ANALYSE DES RELATIONS SOCIALES ENTRE ESPÈCES VÉGÉTALES (1)

P. JACQUARD* et J. CAPUTA

*Station d'Amélioration des Plantes, 86 - Lusignan*
*Institut national de la Recherche agronomique*
*Station fédérale d'Essais agricoles, Nyon (Suisse)*

RÉSUMÉ

Trois modèles d'analyses sont appliqués à un ensemble de données recueillies sur un dispositif comportant toutes les situations de culture pure et de combinaisons binaires entre neuf espèces fourragères pluriannuelles :

1° Modèle analogique inspiré de l'analyse diallèle permettant la décomposition des mesures en effets moyens d'action et de réaction ;

2° Modèle dit de *régression* donnant la possibilité de définir et de mesurer la stabilité ou homéostase sociologique par rapport à la variable environnementale majeure constituée par une gamme d'agresseurs ;

3° Modèle des matrices de domination inspiré de la méthode utilisée en recherche opérationnelle pour résoudre le « problème du leader ».

Les conclusions méthodologiques qui en résultent amènent à envisager les voies possibles de développement de nouveaux modèles applicables aux végétations plurispécifiques.

## I. — INTRODUCTION

Avant d'aborder l'objet propre de cet article, il semble utile de rappeler les différents principes de l'analyse biométrique.

En biologie, les mathématiques peuvent intervenir soit pour établir des *modèles*, soit pour réaliser des *estimations* à partir d'expériences, soit pour interpréter des résultats.

(1) Ce texte constitue une partie d'un travail de thèse de doctorat (enregistrée au C. N. R. S., sous le n° A. O. 2 217), soutenue le 20 juin 1968 devant la Faculté des Sciences de Montpellier par le premier auteur.

(*) adresse actuelle : Centre d'Études phytosociologiques et écologiques. BP 10-18. 34-Montpellier.

La littérature courante contient maintenant de nombreux exemples de modèles (NOONEY, 1965), mais la quête de descriptions quantitatives a conduit à négliger leurs caractéristiques fondamentales, et en particulier, les relations qui existent entre les modèles et le monde réel qu'ils reflètent (validité, généralité, aptitude prévisionnelle) d'une part, et entre les modèles et les mathématiques (logique, transfert, possibilité de calculs) d'autre part. L'utilisation, en alternance, de modèles et de représentations réelles permet la vérification des premiers, grâce à l'obtention de résultats quantitatifs et qualitatifs sur les secondes. Les trois principaux types de modèles sont (BOUDON, 1967) :

1° Le modèle paramétrique qui contient un ou plusieurs nombres, non spécifiés, à déterminer de façon que le modèle soit conforme à une situation donnée ; c'est un modèle *a posteriori* (WATT, 1962), sacrifiant la généralité au réalisme et à la précision (LEVINS, 1966 ; PATTEN, 1968). C'est un modèle qui conduit généralement à des considérations statistiques ;

2° Le modèle stochastique, dans lequel on introduit l'élément *espérance* ou le concept de hasard, ce qui permet ainsi de décrire des probabilités d'état. Ce modèle comportant des descriptions statistiques peut être utilisé dans deux cas : l'un pour lequel on sait que la réalité représentée contient des éléments aléatoires ; l'autre où l'ignorance force à attribuer un comportement probabiliste à une situation déterministe ;

3° Le modèle complètement déterministe qui se situe au niveau uniquement *descriptif* des états et qui peut être satisfaisant lorsqu'on exprime des effets moyens ou des comportements extrêmes.

Chacun d'entre eux peut accéder au *niveau explicatif*, c'est-à-dire conduire à élaborer des *hypothèses de travail* (LEGAY, 1966).

Enfin, les mathématiques peuvent prendre *un rôle organisateur*, car s'il fut un temps où il était possible de mettre en évidence un phénomène sur *un* organisme unique, *on travaille* le plus souvent maintenant sur *un ensemble d'éléments*. On ne s'intéresse plus à l'effet *d'un facteur*, ou au déroulement *d'un phénomène*, mais *à l'action de plusieurs facteurs*, et à *leurs effets sur plusieurs phénomènes*, car on ne peut pas prévoir, *a priori*, cette action. Il faut donc chercher à profiter *d'un certain nombre de techniques, d'une certaine façon de poser les problèmes* que l'on rencontre, précisément, en mathématiques.

Ceci étant, on comprendra mieux combien sont délicats le choix des modèles et la mise au point des expériences sur les relations sociales des organismes vivants, et l'intérêt d'échanges entre biométriciens et écologistes, ce qui suppose un accord entre eux sur la signification de certains concepts.

A ce jour, l'analyse biométrique de ces relations a surtout progressé dans la voie d'une analogie avec le phénomène de croisement entre gamètes et son analyse génétique dite *diallèle*. On se propose ici d'appliquer à un même ensemble de données receuillies par l'un des auteurs (CAPUTA, 1948) et présentées dans l'annexe I, cette méthode d'étude, d'une part, et d'autre part, deux autres méthodes dérivées, l'une de l'analyse de la stabilité phénotypique ,l'autre de celle employée pour résoudre les problèmes de *leader*.

Il s'agit donc d'un travail méthodologique ayant pour objet :

1° d'éclairer le plus complètement possible un certain nombre de concepts

concernant les relations sociales entre végétaux, ce qui est particulièrement nécessaire, au départ, dans un domaine aussi complexe ;

2° de tenter une approche originale de quelques questions ainsi soulevées par l'emploi de méthodes empruntées à d'autres secteurs de la recherche.

## II. — UTILISATION DE L'ANALYSE DIALLÈLE POUR L'INTERPRÉTATION DU COMPORTEMENT SOCIAL

Dans certaines expériences biologiques sur les relations sociales, les espèces ou les génotypes sont cultivés en culture pure et dans toutes les combinaisons binaires de façon à étudier les effets de *rencontre*, selon un dispositif balancé.

CHALBI (1967) s'est particulièrement intéressé aux *aspects quantitatifs et biométriques* de ces phénomènes lorsqu'ils se produisent entre génotypes. En effet, cet aspect précis a été peu étudié malgré l'intérêt évident qu'il présente.

Les principes d'analyse mis au point par cet auteur sont transposables à l'étude des relations entre espèces. *La définition du modèle de compétition* étant un point important, précisons que, dans l'étude qui va suivre, les données utilisées ont été recueillies entre lignes contiguës (CAPUTA, loc. cit.) ce qui permet une certaine assimilation au modèle monodimensionnel, dans lequel les effets qui peuvent provenir des actions entre éléments réciproques semblent *a priori* plus simples. Les deux espèces en présence figurent chacune en situation de rencontre avec elle-même et avec l'autre.

La manière de réagir d'un organisme $E_i$, ici, *la plante, à l'action du milieu*, au niveau de l'ensemble de ses processus physiologiques, n'est pas observable directement ; mais si l'on considère que le milieu extérieur général ($M_o$) peut abriter un autre organisme $E_j$, la décomposition d'une observation élémentaire, $y_i$ (compte-tenu de considérations expérimentales bien définies) de la façon suivante (les interactions étant négligées) :

$$y_{i/j} = g_i + M_j + M_o$$

avec : $g_i$ = contribution génotypique au phénotype
$M_j$ = milieu extérieur particulier, dû à la présence de $E_j$

présente l'avantage de mettre en évidence la nature de l'action que peut exercer un individu sur son voisin et d'en donner une interprétation. La *généralisation à* n *espèces* entraîne l'établissement de définitions. Soit, en effet, un ensemble de *n* espèces différentes appartenant, dans notre cas, aux plantes supérieures, et que nous écrirons :

$$\{E_1, E_2, \ldots, E_n\}$$

Deux espèces en conditions de rencontre constituent *une cellule de rencontre biologique*, que nous désignons comme le sous-ensemble :

$$\{E_i, E_j\}$$

$E_j$, espèce exposée à l'effet de $E_i$, est appelée *espèce productrice* ;

$E_i$ exerce sur $E_j$ une influence biologique et sera donc nommée *espèce influente*.

*La recherche d'une synthèse* se fait à partir de la constatation que les effets de rencontre biologique peuvent être étudiés par leurs conséquences sur les caractères quantitatifs, comme cela a souvent été montré.

Le tableau général des observations élémentaires $y_{ij}$ pour un ensemble d'espèces de puissance $n$ :

$$\{E_1, \ldots, E_n\}$$

se présente ainsi que sur la fig. 1, en faisant figurer horizontalement les espèces productrices et verticalement les espèces influentes.

| Espèce influente | Espèce productrice | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $E_1$ | ... | $E_i$ | $E_j$ | ... | $E_n$ | $\sum_j Y_{ij}$ |
| $E_1$ | $Y_{11}$ | — | $Y_{1i}$ | $Y_{1j}$ | — | $Y_{1n}$ | $Y_{1.}$ |
| — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — |
| $E_i$ | $Y_{i1}$ | ... | $Y_{ii}$ | $Y_{ij}$ | ... | $Y_{in}$ | $Y_{i.}$ |
| $E_j$ | $Y_{j1}$ | ... | $Y_{ji}$ | $Y_{jj}$ | ... | $Y_{jn}$ | $Y_{j.}$ |
| — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — |
| $E_n$ | $Y_{n1}$ | ... | $Y_{ni}$ | $Y_{nj}$ | ... | $Y_{nn}$ | $Y_{n.}$ |
| $\sum_i Y_{ij}$ | $Y_{.1}$ | ... | $Y_{.i}$ | $Y_{.j}$ | ... | $Y_{.n}$ | $Y_{..}$ |

$Y_{1.}$ = Rendement des espèces sous l'effet d'une voisine commune.
$Y_{.1}$ = Rendement d'une espèce donnée soumise à l'influence biologique des autres.

FIG. 1.

Nous pouvons :

*a*) calculer verticalement le rendement moyen d'une espèce donnée soumise à l'influence biologique des autres et le comparer à son rendement en culture pure. Nous avons ainsi une manière d'illustrer sa résistance à l'agression,

*b*) de même établir horizontalement le rendement moyen des espèces sous l'effet d'une voisine commune.

C'est ce qui a été fait, Tabl. 1 A, pour l'ensemble de données publiées par J. CAPUTA (loc. cit.). On obtient deux classements :

1. l'un de résistance à l'influence biologique, avec, par ordre décroissant : luzerne > fromental > ray-grass d'Italie > dactyle > fétuque des près > fléole > trèfle violet > trèfle hybride > lotier corniculé ;

2. l'autre d'influence biologique ou agressivité décroissante : luzerne > ray-grass d'Italie > fromental > trèfle violet > dactyle > fléole > fétuque des près > lotier corniculé > trèfle hybride.

L'application du même modèle d'analyse aux résultats obtenus au cours de

TABLEAU I

A) *Analyse préliminaire du rendement global de trois années de culture pour neuf espèces*
(Calculé à partir de données de CAPUTA, 1948)

| Espèces influentes | Espèces productrices | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *L. i.* | *A. e.* | *D. g.* | *P. p.* | *F. p.* | *M. s.* | *T. p.* | *L. c.* | *T. h.* | $T_i$ | $t_i$ | $d_i$ |
| *Lolium italicum* ..... | 1 847 | 1 498 | 1 898 | 166 | 85 | 4 706 | 456 | 481 | 310 | 11 447 | 1 272 | — 318 |
| *Arrhenatherum elatius*... | 2 925 | 1 870 | 455 | 219 | 128 | 5 401 | 1 146 | 507 | 271 | 12 922 | 1 436 | — 154 |
| *Dactylis glomerata* ..... | 3 122 | 3 386 | 1 128 | 88 | 775 | 5 391 | 1 154 | 483 | 351 | 15 878 | 1 764 | + 174 |
| *Phleum pratense* ..... | 2 902 | 3 489 | 2 771 | 931 | 1 029 | 4 704 | 1 611 | 1 560 | 423 | 19 420 | 2 158 | + 568 |
| *Festuca pratensis* ..... | 2 692 | 3 905 | 2 561 | 438 | 679 | 6 556 | 1 656 | 1 534 | 689 | 20 710 | 2 301 | + 711 |
| *Medicago sativa* ..... | 1 664 | 1 574 | 481 | 318 | 214 | 3 872 | 605 | 168 | 190 | 9 086 | 1 009 | — 581 |
| *Trifolium pratense*..... | 2 564 | 2 875 | 1 192 | 685 | 272 | 4 349 | 1 535 | 113 | 283 | 13 868 | 1 540 | — 50 |
| *Lotus corniculatus* ..... | 3 556 | 2 851 | 2 263 | 2 074 | 1 381 | 4 553 | 1 770 | 1 810 | 619 | 20 877 | 2 320 | + 730 |
| *Trifolium hybridum* .... | 2 770 | 3 175 | 2 761 | 2 068 | 1 821 | 5 144 | 1 985 | 2 245 | 641 | 22 610 | 2 512 | + 922 |
| $T_j$ | 22 195 | 22 753 | 14 382 | 6 056 | 5 705 | 40 804 | 10 383 | 7 091 | 3 136 | | | |
| $t_j$ | 2 774 | 2 844 | 1 798 | 757 | 713 | 5 100 | 1 298 | 886 | 392 | | $t_o = 1\,590$ | |
| $d_j$ | + 927 | + 974 | + 670 | — 174 | + 34 | + 1 228 | — 237 | — 924 | — 249 | | | |

TAELEAU I

*B) analyse préliminaire du rendement en M.S 50 jours après le semis pour 7 espèces* (Somme de deux répétitions) ; *annexe 2*

| Espèces influentes | Espèces productrices | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *D. g.* | *F. a.* | *P. p.* | *L. i.* | *T. p.* | *T. r.* | *L. c.* | $T_i$ | $t_i$ | $d_i$ |
| *Dactylis glomerata* ..... | 371 | 581 | 216 | 1 204 | 40 | 75 | 1 267 | 3 754 | 537 | + 103 |
| *Festuca arundinacea* ..... | 408 | 554 | 186 | 1 380 | 40 | 144 | 737 | 3 449 | 493 | + 59 |
| *Phleum pratense* ..... | 560 | 504 | 252 | 1 531 | 44 | 141 | 1 050 | 4 082 | 583 | + 149 |
| *Lolium italicum* ..... | 257 | 476 | 111 | 1 005 | 8 | 71 | 470 | 2 398 | 343 | — 91 |
| *Trifolium pratense* ..... | 454 | 766 | 249 | 1 653 | 41 | 126 | 838 | 4 127 | 590 | + 156 |
| *T. repens* ..... | 560 | 629 | 174 | 1 160 | 8 | 125 | 112 | 2 768 | 395 | — 39 |
| *Lotus corniculatus* ..... | 420 | 411 | 186 | 1 199 | 30 | 110 | 723 | 3 079 | 440 | + 6 |
| $T_j$ | 2 659 | 3 367 | 1 122 | 8 127 | 211 | 667 | 4 474 | | | |
| $t_j$ | 443 | 561 | 187 | 1 354 | 35 | 111 | 746 | | $t_0 = 434$ | |
| $d_j$ | + 72 | + 7 | — 65 | + 349 | — 6 | — 14 | + 23 | | | |

$$t_0 = \frac{1}{n} \sum_{i=j} y_{ij}$$

$$T_i = \sum_{j} y_{ij} \quad (j = 1, \ldots, n)$$

$$t_i = \frac{1}{n} T_i$$

$$d_i = t_i - t_0$$

$$T_j = \sum_{i} y_{ij} \quad (i \neq j)$$

$$t_j = \frac{1}{(n-1)} T_j$$

$$d_j = t_j - y_{jj}$$

chacune des trois années d'observation permet, en outre, de parvenir à concrétiser l'évolution dans le temps de ces deux notions (Tabl. 2). L'ensemble des 9 espèces se répartit alors en 5 sous-ensembles distincts :

TABLEAU 2

*Analyse du rendement annuel pour neuf espèces*
(Calculé à partir de données de J. CAPUTA, 1948)

| Espèces | Années | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1944 | | 1945 | | 1946 | |
| | $d_j$ | $d_i$ | $d_j$ | $d_i$ | $d_j$ | $d_i$ |
| *Lolium italicum* | + 8,03 | — 3,35 | + 0,99 | — 1,62 | + 0,26 | + 1,79 |
| *Arrhenatherum elatius* | + 0,75 | + 0,16 | + 3,12 | — 0,51 | + 5,87 | — 1,25 |
| *Dactylis glomerata* | — 0,22 | + 1,22 | + 2,89 | + 0,48 | + 3,96 | + 0,04 |
| *Phleum pratense* | — 0,87 | + 1,32 | — 0,71 | + 2,92 | — 0,16 | + 1,44 |
| *Festuca pratensis* | — 0,18 | + 0,82 | + 0,51 | + 3,27 | — 0,01 | + 3,02 |
| *Medicago sativa* | — 0,19 | — 1,76 | + 9,15 | — 2,28 | + 3,31 | — 1,76 |
| *Trifolium pratense* | — 0,94 | — 0,46 | — 0,76 | — 0,57 | — 0,68 | + 0,54 |
| *Lotus corniculatus* | — 3,70 | + 2,01 | — 2,81 | + 3,79 | — 2,73 | + 1,50 |
| *Trifolium hybridum* | — 0,21 | + 1,28 | — 1,05 | + 4,60 | — 0,15 | + 3,34 |

1. espèces à agressivité et résistance à l'agression croissante : *Arrhenatherum elatius* et *Dactylis glomerata* ;

2. espèces à agressivité stable et résistance à l'agression croissante : *Medicago sativa* et *Lotus coniculatus* ;

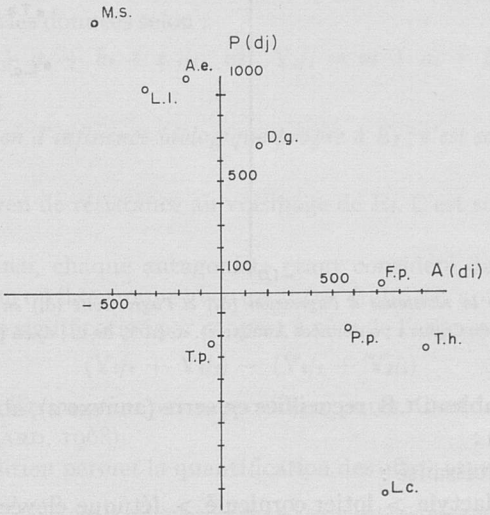



FIG. 2. — *Relation production* (P) *aptitude à l'agression* (A)

3. espèces d'agressivité et résistance à l'agression stables : *Trifolium pratense* et *Phleum pratense* ;

4. espèces à agressivité stable et résistance à l'agression décroissante : *Festuca pratensis* et *Trifolium hybridum* ;

5. espèces à agressivité et résistance à l'agression décroissante : *Lolium italicum*.

Les quatre premières espèces peuvent être considérées comme en expansion, les trois dernières comme en régression.

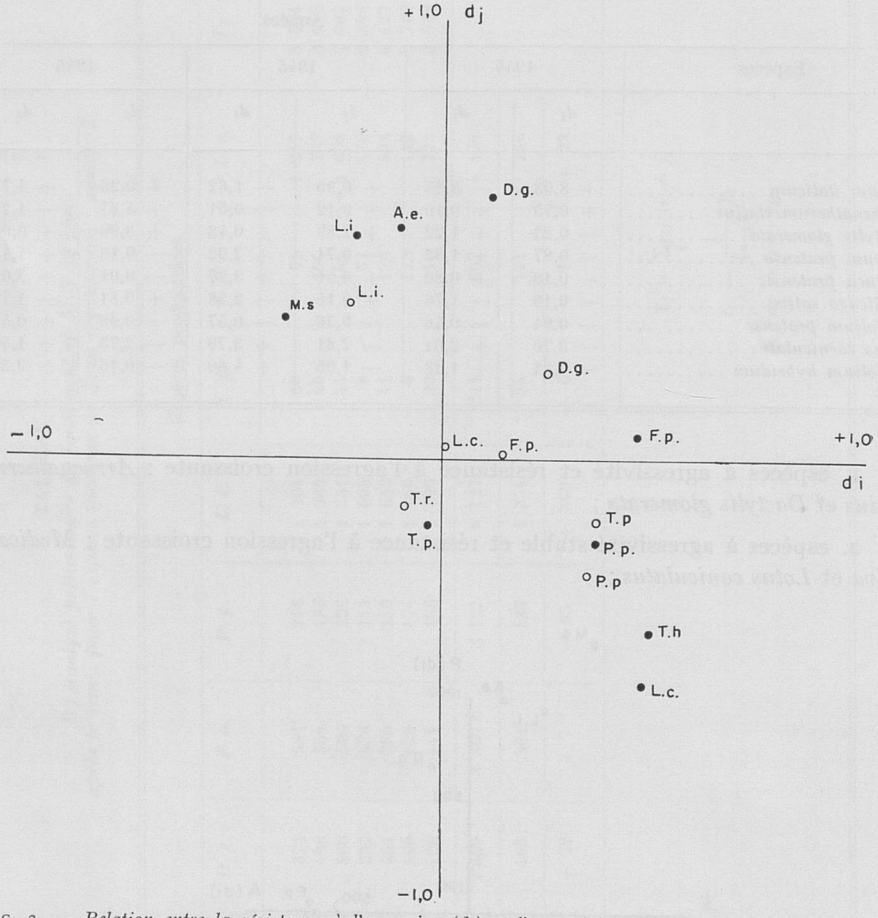



FIG. 3. — *Relation entre la résistance à l'agression* ($d_j$) *et l'agressivité* ($d_i$) *en valeurs relatives* (● données de CAPUTA ; o données Annexe 2). $d_i$ en % de $t_o$ ; $d_j$ en p. 100 de $Y_{jj}$.

Les données du tableau 1 B, recueillies en serre (annexe 2), aboutissent aux deux classements ci-dessous :

1) résistance décroissante :
ray-grass d'Italie > dactyle > lotier corniculé > fétuque élevée > trèfle violet > trèfle blanc > fléole

2) agressivité décroissante :
ray-grass d'Italie > trèfle blanc > lotier > fétuque élevée > dactyle > fléole > trèfle violet.

Il existe une liaison assez nette et positive entre les deux notions de *résistance* et d'*agressivité* (Fig. 2). Cependant, les résultats sont en partie dépendants des conditions expérimentales et du matériel végétal choisi pour représenter une espèce (Fig. 3), sauf semble-t-il ici pour *Lolium italicum* et *Phleum pratense* dont les comportements sont identiques dans les deux expériences.

On remarquera aussi les effets de dépression importants propres à certaines rencontres entre légumineuses du tableau 1B, notamment pour *T. repens* vis à vis de *L. corniculatus*.

CHALBI (1967) a proposé un modèle de *décomposition* du comportement dont nous reprenons les caractéristiques essentielles, transposées aux cas *de rencontres entre espèces*. L'hypothèse de base y est que dans une même cellule *sociale*, $E_i$ est influente et $E_j$ productrice. Alors que tout au long de sa croissance, un individu isolé accroît son milieu ambiant, en végétation dense, on va pouvoir définir des *phénomènes d'action* ou *d'influence biologique* et de *réaction* ou de *résistance au voisinage*. Si la manière dont une plante isolée, placée dans un milieu donné, réagit pour en utiliser les éléments et accomplir les différents stades de son développement dépend en grande partie de sa vigueur, ce n'est plus le cas ici.

Certains *aspects de cette décomposition* doivent être précisés car les notions d'action et de réaction ne peuvent être utilisées, à bon escient, dans l'étude biométrique, si elles ne sont pas définies plus rigoureusement. Si nous admettons qu'il existe des effets moyens et que :

— $m$ symbolise un effet moyen de la population composée des deux espèces dans une cellule $\{E_i, E_j ;\}$

— $e_{i/j}$ représente l'effet du milieu environnemental attaché à $Y_{j/i}$ (valeur moyenne produite par $E_j$ en présence de $E_i$) ;

— les effets d'action et de réaction sont purement additifs,

nous décomposerons les données selon :

$$Y_{i/j} = m + a_j + b_i + e_{i/j} \quad \text{et} \quad Y_{j/i} = m + a_i + b_j + e_{j/i} \ (1)$$

et nous appellerons ;

a) $a_i$ : *effet moyen d'influence biologique propre à* $E_i$ ; *c'est son* « *aptitude moyenne d'influence* »,

b) $b_i$ : effet moyen de résistance au voisinage de $E_i$. C'est son « *aptitude moyenne au voisinage* ».

Nous aurons ainsi, chaque antagoniste étant considéré dans le contexte de la cellule de compétition où il se trouve avec un autre, établi des aptitudes.

Toute différence significative par rapport à zéro de l'expression

$$(Y_{i/i} + Y_{j/j}) - (Y_{i/j} + Y_{j/i})$$

implique un *effet de l'association* par rapport aux pures. C'est la mesure de l'effet de substitution (JACQUARD, 1968).

Cette décomposition permet la quantification des effets et une analyse statistique

(1) La notation $Y_{i/j}$ indique que la performance de $i$ est conditionnée par $j$ et réciproquement (GALLAIS, non publié).

inspirée des « croisements diallèles » (les cas d'autostérilité correspondant, par exemple à l'absence de cultures pures, ceux d'incompatibilité à des combinaisons impossibles). Cette analyse n'est en fait que l'approfondissement de celle d'un essai factoriel et son interprétation ne pose pas de problèmes particuliers. L'idée de l'utiliser dans les problèmes de compétition est par contre extrêmement originale et semble due à WILLIAMS (1962).

Ce diallèle mécanique est donc un moyen d'étude des actions réciproques dans les populations mixtes. HARPER (1964) l'a utilisé pour 6 variétés de *Linum usitatissimum*.

En effet, tout tableau des situations de rencontre de $n$ organismes (espèces végétales, par exemple) permet de faire une partition de l'ensemble en deux sous-ensembles (fig. 1) :

*a*) l'un, sous-ensemble des $n$ situations résultant chacune de la rencontre d'une espèce avec elle-même,

*b*) l'autre, sous-ensemble des $n$ $(n\text{-}1)$ situations résultant de la rencontre de deux espèces différentes, et permettant, notamment, de mettre en évidence d'éventuels effets réciproques.

Dans une végétation comportant $n$ espèces, il existe $n^2$ *rencontres* dont une fraction $\left\{ 1 - \frac{1}{n} \right\}$ correspondant à des *rencontres interspécifiques* et une fraction $\frac{1}{n}$ à des *rencontres intraspécifiques*.

L'analyse des données obtenues dans un tel ensemble de *rencontres* réciproques a d'abord été mise au point, pour les espèces diploïdes normalement allogames, par YATES (1947), puis développée pour les populations autogames par HAYMAN (1954). Les schémas qui s'y rapportent appartiennent à deux modèles, dits I et II, le premier, systématique ou fixé, dans lequel les $n$ éléments sont choisis, le second, aléatoire, correspondant à un tirage au hasard des éléments. Il est évident que, s'agissant des relations entre espèces, seul le premier est applicable.

L'analyse comporte alors uniquement *une analyse de variance* ayant pour but de conduire à estimer les effets sociologiques et il n'est pas possible, au niveau des espèces, de la compléter par une *évaluation des composantes de la variance*.

Parmi les schémas, les plus utilisés sont :

1. celui de HAYMAN (1954), correspondant, au départ, à un modèle fixé ou déterministe :

$$Y_{i/j} = m + a_j + b_i + s_{ij} + d_{ij} + e_{ij}$$

où les paramètres, pour l'observation $Y_{ij}$ (*descendance* de la $i^e$ rangée et de la $j^e$ colonne ont la signification suivante :

$m$ = effet moyen de toute la population composée des $n^2$ observations,

$a_j$ = effet moyen de $E_j$ (aptitude moyenne à la rencontre de $E_i$), effet agresseur,

$b_i$ = effet moyen de $E_i$ (aptitude moyenne à la rencontre de $E_j$), effet producteur,

$s_{ij}$ = effet d'interaction, propre à la rencontre $\{E_i, E_j\}$ ou aptitude particulière à la rencontre, *à l'association*,

$d_{ij}$ = effet réciproque dû à la présence de $E_i$ comme influant et de $E_j$ comme produisant et inversement,

$e_{ij}$ = erreur due à toute source de variation incontrôlée (hasard).

Toute la partie au-dessus de l'accolade représente les effets « sociologiques ».

D'après le modèle :

$$s_{ij} = s_{ji} \quad \text{et} \quad d_{ij} = -d_{ji}$$

et $d_{ij}$ se décompose en $r_{ij} - d_{ij} + d_j$

Dans ce schéma, au sein de la culture pure, les $a_i$ sont *des effets additifs vrais.*

2. celui de KEMPTHORNE, dans lequel c'est la moyenne de toutes les cellules comportant $E_i$ qui représente les effets additifs.

On peut citer aussi le schéma de Mc GILCHRIST (1965) pour l'analyse des expériences de compétition. Dans la définition quantitative qui en découle, il sépare : *l'avantage d'une espèce i sur l'espèce j de la dépression des espèces i et j,*
et caractérise des *effets* : *espèces,* et, *pour chaque espèce* i, *de compétition* et *de dépression,* ainsi que des *termes d'interaction.*

NORRINGTON-DAVIES (1967) a, enfin, récemment appliqué l'analyse diallèle statistique et graphique, basée sur les méthodes de DURRANT (1965), à des données publiées par WILLIAMS (1962), portant sur 7 espèces et reprises par le même Mc GILCHRIST (1965), ainsi qu'à des résultats provenant d'une expérience comparable sur l'orge. Son étude revient à déterminer :

*a*) si les différences entre espèces cultivées ensemble sont une fonction des différences entre elles lorsqu'elles sont cultivées séparément (effet de suppression),

*b*) si une espèce est augmentée ou diminuée quand elle est cultivée avec n'importe quelle autre [compétition exprimée par les différences (rang-colonne)],

*c*) quelles espèces sont les plus influencées par les autres,

*d*) si une modification chez une espèce entraîne une compensation chez l'espèce cultivée avec elle,

*e*) la mesure dans laquelle les mélanges rendent différemment des cultures pures.

Les résultats des deux expériences sont identiques au point de vue des effets réciproques de compensation. Cependant, dans l'une, réalisée en pots, les mélanges tendent vers l'espèce la plus faible, alors que dans l'autre, établie au champ, ils se rapprochent de la plus forte.

Le modèle proposé par CHALBI ayant été exposé en détail, par ailleurs (*loc. cit.*), nous donnerons ici, directement, l'exemple d'application numérique.

*L'analyse quantitative de la compétition entre espèces,* selon ce modèle, aboutit à décrire les effets ci-dessous (1) :

$\alpha$ *effet général moyen en situation de rencontre* (additivité) ou *sociabilité,*

$\beta$ *aptitude particulière à la rencontre,* relative à une situation de voisinage donnée,

$\gamma$ *effet de la différence* « *intra-cellule* » (effet réciproque moyen) entre l'aptitude moyenne d'influence et l'aptitude moyenne au voisinage d'une espèce, caractérisant *la sensibilité sociologique,*

$\delta$ *effet résiduel de réciprocité entre antagonistes.*

Ces différents effets sont repris, d'une façon synoptique, avec ceux décrits par les auteurs cités précédemment, au tableau 3. Des comparaisons peuvent être effec-

(1) L'annexe 3 résume le mode de calcul de ces différents effets.

TABLEAU 3

*Comparaison synoptique des effets mesurés selon quatre modèles d'analyse des expériences de compétition*

| CHALBI (1967) | WILLIAMS (1962) | MC GILCHRIST (1965) | DURRANT (1965)<br>NORRINGTON-DAVIES (1967) |
|---|---|---|---|
| $\alpha$ = effet général moyen en « compétition »<br>$= \frac{1}{2n}(Y_{i.} + Y_{.i}) - \frac{1}{n^2} Y_{..}$<br>$= \frac{1}{2}(a_i + b_i)$ | $C_1$ = effet de compétition « entre cellules »<br>$= \begin{cases} \text{effet } T_i = V_i + A_i \\ \text{interaction} \end{cases}$ | | |
| $\beta$ = aptitude particulière à l'association<br>$= s_{ij} = (y_{ij} + y_{ji})/4 - \alpha$ | | | |
| $\gamma$ = effet de la différence « intracellule »<br>$= d_i - d_j = (a_i - b_i) - (a_j - b_j)$<br>$= \frac{1}{2n}(Y_{i.} - Y_{.i})$ | $C_2$ = effet de compétition « intracellules »<br>$= \begin{cases} \text{effet } U_i = V_i - A_i \\ \text{interaction} \end{cases}$ | C = effet de compétition de $i$ sur $j$<br>$= \frac{1}{2}(Y_{ij} - Y_{ji} - Y_{ii} + Y_{jj})$ (1)<br>$= \gamma_{ij}$ | $\alpha$ compétition = interaction entre les espèces cultivées en mélange telle qu'une espèce est stimulée, ou déprimée, d'une quantité constante quand elle est en association (1) |
| $\delta$ = effet de différences réciproques entre concurrents<br>$= d_{ij} = (y_{ij} - y_{ji})/2 - \gamma$ | S = effet culture pure « entre cellules »<br>$H_1$ = interaction = effet $C_1$ — effet S | S = effet espèce de la jeme espèce = $Y_{ii}$<br>$\theta_{ij}$ = interaction = $\gamma_{ij} - K_i + K_j$<br>$K_i = \frac{1}{n}\sum_{\diamond} Y_{ij}$ | $\alpha_i = \frac{1}{n}(V_i - A_i) - P'_i$<br>$\beta$ compétition = effet relatif aux différences entre espèces quand elles sont cultivées pures |
| | | D = effet de dépression de $i$ et $j$<br>$= \frac{1}{2}(-Y_{ij} - Y_{ji} + Y_{ii} + Y_{jj})$ (2)<br>$= \delta_{ij}$ | $g_{ij} = (b_i + b_j)(P'_j - P'_i) + P'_i - P'$<br>$= y_{ij} - y_{ji}$ |
| | | $\tau_{ij}$ = interaction = $\delta_{ij} - \mu - \lambda_i - \lambda_j$<br>$\lambda_i = \frac{1}{p-2}\left[\sum_j \delta_{ij} - \frac{1}{2}\sum_{i,j}\delta_{ij}\right]$ | |

TABLEAU 3 *(suite)*

| CHALBY (1967) | WILLIAMS (1962) | MC GILCHRIST (1965) | DURRANT (1965)<br>NORRINGTON-DAVIES (1867) |
|---|---|---|---|
| $n$ = nombre d'espèces confrontées<br>$Y_{i.}$ = total de la ligne relative au compétiteur $E_i$<br>$Y_{.i}$ = total de la colonne relative au producteur $E_i$<br>$Y_{..}$ = total des $n^2$ observations<br>$a_i$ = effet moyen d'agressivité de $E_i$<br>$b_i$ = effet moyen de résistance de $E_i$ | $V_i = \sum_j x_{ij} = Y_{.i}$ de CHALBI<br>= effet espèce (producteur)<br>$A_i = \sum_h x_{hi} = Y_{i.}$ de CHALBI<br>= effet d'association (agression) | (1) $\gamma_{ij} = \frac{1}{2}(y_{ij} - y_{ii}) + \frac{1}{2}(y_{jj} - y_{ji})$<br>Stimulation de $i$ ⋮ Dépression de $j$<br>par rapport aux cultures pures<br>(2) $\delta_{ij} = \frac{1}{2}(y_{jj} + y_{ii}) - \frac{1}{2}(y_{ij} + y_{ji})$ | (1) de même, les autres espèces sont stimulées ou déprimées d'une quantité constante<br>$P'_i$ = valeur de la $i^{eme}$ espèce mesurée par rapport à la moyenne des $n$ espèces en culture pure |
| (Termes diagonaux inclus) | (Termes diagonaux omis) | $p$ = nombre d'espèces confrontées | $b_i$ = effet $\beta$ de $P_i$ |

TABLEAU 4

*Analyse de la variation pour le rendement de matière verte*

| Source de variation | Σ des carrés | D. L. | Carrés moyens | F calculé | F théorique (0,05) | F théorique (0,01) | F calculé (1) | F théorique (0,05) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Effet général moyen ..... | 1 192,143 0 | 8 | 149,017 9 | 8,12 | 2,00 | 2,64 | 2,73 | 2,59 |
| Aptitude spécifique ..... | 208,650 9 | 36 | 5,795 8 | < 1 | NS | | 1,91 | 1,59 |
| Diff. intra-cellule ..... | 4 488,988 3 | 8 | 561,123 5 | 30,58 | 2,00 | 2,64 | 7,87 | 2,59 |
| Diff. réciproques ..... | 319,968 0 | 28 | 11,427 4 | < 1 | NS | | 4,35 | 1,57 |
| Total des effets ..... | 6 209,749 7 | 80 | 77,621 9 | 4,23 | 1,40 | 1,70 | | |
| Années ..... | 40,214 9 | 2 | 20,107 4 | ≠ 1 | NS | | | |
| Années × α ..... | 922,062 5 | 16 | 57,628 9 | 3,14 | 1,72 | 2,14 | | |
| Années × β ..... | 259,911 6 | 72 | 3,609 9 | < 1 | NS | | | |
| Années × γ ..... | 1 839,491 4 | 16 | 114,968 2 | 6,27 | 1,72 | 2,14 | | |
| Années × δ ..... | 146,927 1 | 56 | 2,623 7 | < 1 | NS | | | |
| Erreur ..... | 3 168,392 7 | 160 | 19,802 4 | | | | | |

(1) A partir des interactions « effet × année », les variances n'étant pas homogènes d'après le test de BARTLETT.

tuées au niveau des différents paramètres $a_i$, $b_i$, $d_i$ et $s_{ij}$ (CHALBI, 1969) : elles n'ont pas été faites ici.

L'effet d'$\alpha$ compétition de DURRANT est identique à l'effet C de MC GILCHRIST lui-même voisin de l'effet $C_2$ de WILLIAMS et de l'effet $\gamma$ de CHALBI ; effet $C_1$ (WILLIAMS) et effet $\alpha$ (CHALBI) sont proches.

Le modèle est appliqué ici à l'ensemble de données de J. CAPUTA signalé plus haut. Des mesures ayant été réalisées pendant trois années consécutives, on a, dans un premier temps, considéré les années comme des répétitions. Le tableau 4 donne, dans ces conditions, l'analyse de la variation pour le rendement en matière verte.

En utilisant comme erreur la résiduelle commune, on met en évidence, par ordre d'importance :

1. un effet « différence intra-cellule » très important témoignant d'une variabilité notable au niveau de la sensibilité des espèces aux situations de voisinage biologique ; il existerait des différences importantes entre les degrés de sensibilité des espèces dans certaines cellules ;

2. un effet général moyen, encore très significatif, indiquant des différences nettes de sociabilité entre espèces et, par conséquent, de leur comportement général à l'égard des phénomènes liés aux substitutions ;

3. des interactions de ces deux effets principaux avec les années.

Dans les conditions de l'expérience et pour l'échantillon d'espèces étudié, il ne semble pas y avoir d'aptitudes particulières relatives à telle ou telle situation de rencontre.

En fait, le test de BARTLETT montre que les variances ne sont pas homogènes ce qui ne saurait surprendre étant donnée l'importance des différences des valeurs entre les trois années.

WILLIAMS (1962) a d'ailleurs trouvé qu'une transformation logarithmique des données était efficace pour rendre des résultats de pesées comparables et les variances approximativement égales. En effet, les poids, et par conséquent les rendements, ont le plus souvent des coefficients de variation constants, et il est alors logique d'utiliser une telle transformation, sans compliquer l'interprétation (DAGNELIE, 1965).

Un autre artifice, dans un tel cas, consiste à comparer les effets principaux aux interactions « effets × année ». Les deux dernières colonnes du tableau 4 indiquent les résultats obtenus en opérant ainsi.

Tous les effets deviennent alors significatifs et les différences réciproques entre antagonistes révèlent une participation notable à la variabilité générale.

Mais on peut encore être plus strict du point de vue analyse statistique et ne pas prendre le risque de considérer les années comme des répétitions. On teste alors, chaque année, les effets $\alpha$, $\beta$ et $\gamma$ à l'aide de l'effet $\delta$ (tabl. 5), utilisé comme variance de l'erreur aléatoire commune.

On note alors qu'il n'existe jamais de différences significatives au niveau des aptitudes particulières et que les effets de différence «intra-cellule » sont bien supérieurs aux effets moyens de sociabilité, pour une année donnée.

En conclusion, moyennant l'adaptation des définitions données par CHALBI aux paramètres du modèle qu'il a proposé pour l'analyse de la compétition, il est possible d'employer avec efficacité ce modèle pour étudier les relations entre couples d'espèces.

L'application à un ensemble de données numériques fait ressortir deux faits essentiels dont il sera utile de vérifier la portée générale :

1. la plus grande partie de la variabilité est due à des différences « intra-cellule » (effet $\gamma$) ou de sensibilité aux rencontres d'une espèce donnée. Autrement dit, du point de vue des relations de voisinage entre espèces, ce qui semble le plus caractéristique ce sont les différences entre leurs « aptitudes moyennes d'influence » et « au voisinage » ;

2. il existe néanmoins une variabilité des aptitudes moyennes à la sociabilité, mesurées par la somme des aptitudes à « l'influence » et au « voisinage » (effet $\alpha$).

Si l'on fait, pour chaque année consécutive, le rapport de la variabilité due à la sensibilité à la rencontre d'une espèce donnée à celle provenant des aptitudes moyen-

TABLEAU 5

*Analyse des résultats en ne considérant pas les années comme des répétitions*

*Année 1*

| Sources | Somme des carrés | D. L. | Carrés moyens | F calculé | F théorique 0,05 | F théorique 0,01 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Effet $\alpha$ ..... | 567,563 8 | 8 | 70,945 5 | 29,04 | 2,29 | 3,23 |
| Effet $\beta$ ..... | 112,536 9 | 36 | 3,126 0 | $<1,24$ | NS | |
| Effet $\gamma$ ..... | 1 860,803 3 | 8 | 232,600 4 | 91,94 | 2,29 | 3,23 |
| Erreur (1) ... | 70,783 3 | 28 | 2,528 0 | | | |

*Année 2*

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Effet $\alpha$ ..... | 760,919 8 | 8 | 95,115 0 | 16,12 | 2,29 | 3,23 |
| Effet $\beta$ ..... | 148,007 0 | 36 | 4,111 1 | $<1$ | NS | |
| Effet $\gamma$ ..... | 2 351,211 6 | 8 | 293,901 4 | 49,81 | 2,29 | 3,23 |
| Erreur (1) ... | 165,251 7 | 28 | 5,901 8 | | | |

*Année 3*

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Effet $\alpha$ ..... | 785,721 9 | 8 | 98,215 2 | 11,91 | 2,29 | 3,23 |
| Effet $\beta$ ..... | 208,018 1 | 36 | 5,778 3 | $<1$ | NS | |
| Effet $\gamma$ ..... | 2 116,464 8 | 8 | 264,558 1 | 32,09 | 2,29 | 3,23 |
| Erreur (1) .. | 230,860 1 | 28 | 8,245 0 | | | |

*Années*

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Effet $\alpha$ ..... | 1 192,143 0 | 8 | 149,017 9 | 9,30 | 2,29 | 3,23 |
| Effet $\beta$ ..... | 208,650 4 | 36 | 5,795 8 | $<1$ | NS | |
| Effet $\gamma$ ..... | 4 488,988 3 | 8 | 561,123 5 | 35,01 | 2,29 | 3,23 |
| Erreur (1) ... | 319,968 0 | 28 | 16,031 4 | | | |

(1) Effet $\delta$

nes à la sociabilité, on constate qu'il décroît régulièrement. Tout se passe comme si, avec le temps, la sociabilité prenait le pas sur la sensibilité sociologique.

Pour chacune des années et pour la somme des trois années, les espèces se classent ainsi qu'au tableau 6 pour les deux effets. Les variations les plus intéressantes

TABLEAU 6

*Variabilité entre espèces et entre années des effets α et γ*

| Espèces | 1944 | | 1945 | | 1946 | | Somme années | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | α | γ | α | γ | α | γ | α | γ |
| *Lolium italicum* ..... | 192,03 | — 144,67 | 82,07 | — 13,87 | 80,59 | + 32,59 | 354,89 | — 135,95 |
| *Arrhenatherum elatius* .. | 137,16 | — 26,60 | 102,01 | — 13,73 | 135,78 | — 77,18 | 375,45 | — 117,01 |
| *Dactylis glomerata* ..... | 91,49 | + 38,13 | 120,64 | — 14,56 | 101,25 | — 19,39 | 313,88 | + 3,68 |
| *Phleum pratense* ..... | 83,57 | + 47,83 | 98,70 | + 51,22 | 81,80 | + 25,28 | 264,07 | + 124,33 |
| *Festuca pratensis* ..... | 82,88 | + 39,68 | 106,57 | + 49,61 | 81,89 | + 53,97 | 270,94 | + 143,26 |
| *Medicago sativa* ..... | 121,11 | — 45,13 | 223,78 | — 167,50 | 192,73 | — 143,27 | 537,62 | — 355,90 |
| *Trifolium pratense* ..... | 102,98 | — 3,54 | 103,61 | — 16,53 | 51,27 | + 39,57 | 257,86 | + 19,50 |
| *Lotus corniculatus* ..... | 91,80 | + 51,94 | 118,12 | + 47,56 | 87,86 | + 20,26 | 297,78 | + 119,76 |
| *Trifolium hybridum* ..... | 88,34 | + 42,36 | 102,34 | + 77,80 | 73,19 | + 68,17 | 263,87 | + 188,33 |

concernent celles des effets γ, reliables biologiquement à la pérennité des espèces et à ses conséquences sur leurs aptitudes moyennes. Citons comme particulièrement caractéristiques :

l'inversion de signe pour une espèce très agressive mais peu pérenne comme *Lolium italicum* (ou même *Trifolium pratense*) ;

la tendance inverse chez *Lotus corniculatus* dont on connait la lenteur d'établissement dans une végétation prairiale.

## III. — ESSAI DE DÉFINITION ET DE MESURE DE LA STABILITÉ OU HOMÉOSTASE SOCIOLOGIQUE

Quand un ensemble d'expériences comportant des traitements identiques ou similaires est conduit en un certain nombre de lieux, un examen global des résultats s'impose (YATES et COCHRAN, 1938). En général, chaque sous-ensemble représente un cas particulier. Cependant, des principes pouvant s'appliquer à la majorité des situations peuvent être dégagés. Les deux auteurs cités les ont discutés en faisant ressortir que la procédure ordinaire d'analyse de variance adaptée pour le traitement des résultats d'une expérience unique peut alors nécessiter des modifications.

### 1. *Modèle de régression linéaire*

Dans la mesure où, dans une cellule de « compétition », l'agresseur constitue la variable environnementale la plus importante vis-à-vis de l'agressé, on peut se permettre d'assimiler l'ensemble des situations de rencontre (iso et hétérorencontre)

d'un diallèle mécanique à un ensemble d'expériences comportant des traitements identiques (éléments producteurs) mesurés dans un certain nombre de milieux (éléments agresseurs). On pourra alors définir des paramètres de la stabilité sociologique pouvant être utilisés pour décrire la performance d'un organisme, confronté à une série d'antagonistes, selon le modèle :

$$Y_{ij} = \mu_i + \beta_i I_j + \delta_{ij}$$ (EBERHART et RUSSEL, 1966)

La régression de chaque espèce, par exemple, en présence d'une espèce donnée, sur un indice d'agression et les déviations par rapport à cette régression devraient fournir des estimées de ces paramètres.

$Y_{ij}$ est la moyenne de la $i^e$ espèce en présence de la $j^e$ espèce (agissant comme milieu), pour : $i = 1, 2, \ldots n_i$ et $j = 1, 2, \ldots n_j$ (avec $n_i = n_j$, si le dispositif est balancé).

$\beta i$ est le coefficient de régression qui mesure la réponse de l'espèce $i$ aux différents agresseurs,

$\delta ij$ est la déviation par rapport à la régression dans le milieu $j$ (c'est-à-dire en présence de l'espèce $j$),

et $I_j$ est l'indice d'agression (moyenne de toutes les espèces en présence de $j$ moins la moyenne générale) :

$$[I_j = (\sum_i Y_{ij}/n) - (\sum_i \sum_j Y_{ij}/n^2)], \quad \sum_j I_j = 0$$

Le premier paramètre de stabilité est un coefficient de régression :

$$b_i = \sum Y_{ij} I_j / \sum_j I_j^2$$

Ce coefficient a été utilisé par FINLAY et WILKINSON (1963) pour étudier et analyser l'adaptation dans un programme d'amélioration variétale de l'orge. Pour chaque variété, la régression linéaire du rendement sur le rendement moyen de toutes les variétés dans un milieu donné fut calculée pour mesurer l'adaptation. Le rendement moyen de toutes les variétés fournissait un classement quantitatif de tous les milieux ; et, à partir de cette analyse, les variétés présentant une adaptation particulière à de bonnes ou à de mauvaises conditions ainsi que celles montrant une aptitude générale à l'adaptation pouvaient être identifiées. L'étude de l'adaptation de la population globale de variétés était facilitée par l'utilisation d'un tracé à deux dimensions (diagramme de dispersion), comportant comme coordonnées pour chaque variété son rendement moyen et son coefficient de régression.

Le tableau 7 reprend les données de CAPUTA, déjà exploitées précédemment, en vue d'une analyse de la stabilité sociologique. On trouvera au tableau 8 les paramètres des droites de régression des rendements moyens d'une espèce $i$ en présence d'une espèce $j$ sur les rendements moyens des $i$ espèces en présence de l'espèce $j$. Les droites de régression pour les neufs espèces sont représentées sur la figure 4 afin d'illustrer les différents types de réponse des espèces à la gamme des agresseurs. On a aussi porté la moyenne de la population. Comme les rendements de chaque espèce individuelle sont exprimés par rapport à la moyenne de l'ensemble des rendements des espèces, cette moyenne a un coefficient de régression de 1.

Les espèces caractérisées par des coefficients de régression de l'ordre de 1.0 ont une stabilité moyenne vis-à-vis de tous les agresseurs. C'est le cas de *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, et, dans une moindre mesure, de *Trifolium pratense*. Cependant,

TABLEAU 7

*Analyse de la stabilité sociologique à partir de données publiées par* CAPUTA (*loc. cit.*)

(Rendement global sur 3 ans pour toutes les combinaisons possibles entre 9 espèces)
($Y_{ij}$ = rendement de l'espèce $i$ en présence de l'espèce $j$)

| Espèce productrice | Espèce agresseur (milieu) | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *M. s.* | *L. i.* | *A. e.* | *T. p.* | *D. g.* | *P. p.* | *F. p.* | *L. c.* | *T. h.* | $Y_{i\cdot}/n$ (1) |
| *Lolium italicum* | 16,64 | 18,47 | 29,25 | 25,64 | 31,22 | 29,02 | 26,92 | 35,56 | 27,70 | 26,7 |
| *Arrhenatherum elatius* | 15,74 | 14,98 | 18,70 | 28,75 | 33,86 | 34,89 | 39,05 | 28,51 | 31,75 | 27,3 |
| *Dactylis glomerata* | 4,81 | 18,98 | 4,55 | 11,92 | 11,28 | 27,71 | 25,61 | 22,63 | 27,61 | 17,2 |
| *Phleum pratense* | 3,18 | 1,66 | 2,19 | 6,85 | 0,88 | 9,31 | 4,38 | 20,74 | 20,68 | 7,8 |
| *Festuca pratensis* | 2,14 | 0,85 | 1,28 | 2,72 | 7,75 | 10,29 | 6,79 | 13,81 | 18,21 | 7,1 |
| *Medicago sativa* | 38,72 | 47,06 | 54,01 | 43,49 | 53,91 | 47,04 | 65,56 | 45,53 | 51,44 | 49,6 |
| *Trifolium pratense* | 6,05 | 4,56 | 11,46 | 15,35 | 11,54 | 16,11 | 16,56 | 17,70 | 19,85 | 13,2 |
| *Lotus corniculatus* | 1,68 | 4,81 | 5,07 | 1,13 | 4,83 | 15,60 | 15,34 | 18,10 | 22,45 | 9,9 |
| *Trifolium hybridum* | 1,90 | 3,10 | 2,71 | 2,83 | 3,51 | 4,23 | 6,89 | 6,19 | 6,41 | 4,2 |
| $Y_{\cdot i}/n$ (2) | 10,1 | 12,7 | 14,3 | 15,4 | 17,6 | 21,6 | 23,0 | 23,2 | 25,1 | |
| $Y_j$ | — 8,0 | — 5,4 | — 3,8 | — 2,7 | — 0,5 | + 3,5 | + 4,9 | + 5,1 | — 7,0 | |

(1) Rendement moyen de l'espèce $i$ en présence des $j$ espèces.
(2) Rendement moyen des $i$ espèces en présence de l'espèce $j$.

TABLEAU 8

*Paramètres des équations de régression des rendements moyens d'une espèce i en présence d'une espèce j sur les rendements moyens des i espèces en présence de l'espèce j* ($Y_{.i/n} = X$)

| Espèces *i* | Modèle linéaire | | | Modèle parabolique | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Équation | *r* | Probabilité (D. L. = 7) de *r* | Équation | R | Probabilité (D. L. = 6) de R |
| *Medicago sativa* ..... | $Y = 0{,}70\,X + 36{,}86$ | 0,48 | NS | $Y = 5{,}93 + 4{,}48X - 0{,}11X^2$ | 0,56 | NS |
| *Arrhenatherum elatius* .... | $Y = 1{,}35\,X + 2{,}88$ | 8,82 | $0{,}01 > P > 0{,}001$ | $Y = -37{,}39 + 6{,}25X - 0{,}14X^2$ | 0,88 | $0{,}01 > P > 0{,}001$ |
| *Lolium italicum* ..... | $Y = 0{,}78\,X + 12{,}54$ | 0,70 | $0{,}05 > P > 0{,}02$ | $Y = -28{,}30 + 5{,}75X - 0{,}14X^2$ | 0,85 | $0{,}01 > P > 0{,}001$ |
| *Dactylis glomerata*..... | $Y = 1{,}47\,X - 9{,}43$ | 0,84 | $0{,}01 > P > 0{,}001$ | $Y = -240{,}76 + 13{,}21X + 0{,}05X^2$ | 0,85 | $0{,}01 > P > 0{,}001$ |
| *Trifolium pratense* ..... | $Y = 0{,}89\,X - 2{,}89$ | 0,90 | $0{,}001 > P$ | $Y = -0{,}16 + 1{,}13X - 0{,}02X^2$ | 0,91 | $0{,}01 > P > 0{,}001$ |
| *Lotus corniculatus* ..... | $Y = 1{,}39\,X - 15{,}23$ | 0,93 | $0{,}001 > P$ | $Y = 18{,}43 - 2{,}71X + 0{,}11X^2$ | 0,97 | $0{,}001 > P$ |
| *Phleum pratense* ..... | $Y = 1{,}07\,X - 11{,}61$ | 0,73 | $0{,}05 > P > 0{,}02$ | $Y = 91{,}90 - 4{,}02X + 0{,}14X^2$ | 0,82 | $0{,}02 > P > 0{,}01$ |
| *Festuca pratensis* ..... | $Y = 1{,}01\,X - 11{,}20$ | 0,88 | $0{,}01 > P > 0{,}001$ | $Y = 336{,}13 - 41{,}22X + 1{,}18X^2$ | 0,92 | $0{,}001 = P$ |
| *Trifolium hybridum* ..... | $Y = 0{,}32\,X - 1{,}64$ | 0,93 | $0{,}001 > P$ | $Y = 3{,}07 - 0{,}23X + 0{,}01X^2$ | 0,95 | $0{,}001 > P$ |

*r* = coefficient de corrélation simple ; R = coefficient de corrélation multiple.

les rendements de cette dernière espèce sont plus proches des rendements moyens : elle est donc mieux adaptée que les deux autres à la « vie en société ». Les autres

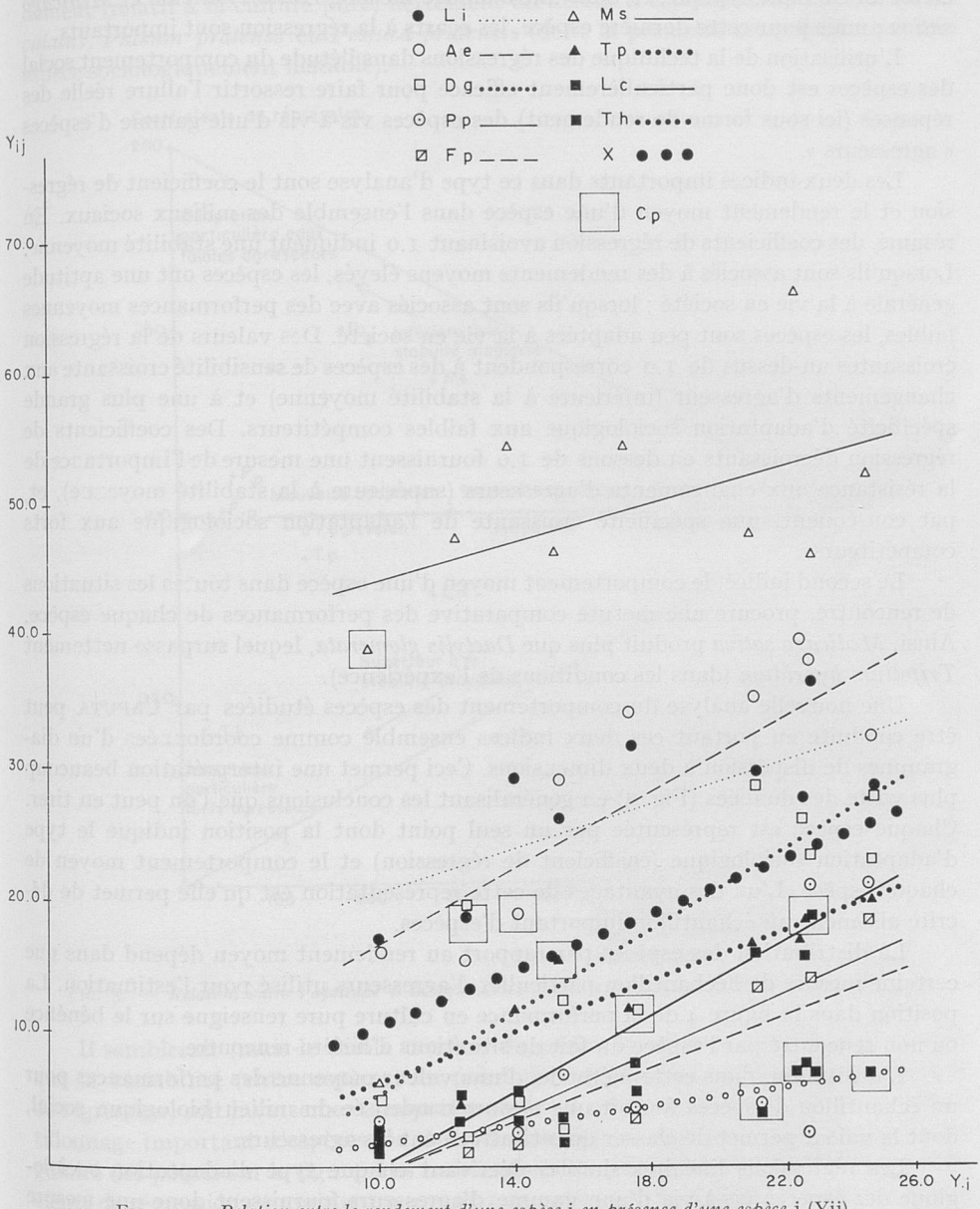



FIG. 4. — *Relation entre le rendement d'une espèce* i *en présence d'une espèce* j (Yij) *et le rendement moyen des* i *espèces en présence de l'espèce* j (Y.i) : Cp = culture pure.

espèces sont plus ou moins sensibles aux changements d'agresseur. Les unes, comme *Dactylis glomerata, Lotus corniculatus* et *Arrhenatherum elatius* ont des réponses importantes pour de faibles changements d'agressivité de leurs partenaires. Alors que

les autres présentent le type opposé d'adaptation sociale : elles réagissent faiblement à des variations importantes de l'agressivité de leurs partenaires. *Trifolium hybridum* en est un exemple typique, et, dans une moindre mesure, *Lolium italicum* et *Medicago sativa* ; mais pour cette dernière espèce, les écarts à la régression sont importants.

L'utilisation de la technique des régressions dans l'étude du comportement social des espèces est donc particulièrement efficace pour faire ressortir l'allure réelle des réponses (ici sous forme de rendement) des espèces vis-à-vis d'une gamme d'espèces « agresseurs ».

Les deux indices importants dans ce type d'analyse sont le coefficient de régression et le rendement moyen d'une espèce dans l'ensemble des milieux sociaux. En résumé, des coefficients de régression avoisinant 1.0 indiquent une stabilité moyenne. Lorsqu'ils sont associés à des rendements moyens élevés, les espèces ont une aptitude générale à la vie en société ; lorsqu'ils sont associés avec des performances moyennes faibles, les espèces sont peu adaptées à la vie en société. Des valeurs de la régression croissantes au-dessus de 1.0 correspondent à des espèces de sensibilité croissante aux changements d'agresseur (inférieure à la stabilité moyenne) et à une plus grande spécificité d'adaptation sociologique aux faibles compétiteurs. Des coefficients de régression décroissants en dessous de 1.0 fournissent une mesure de l'importance de la résistance aux changements d'agresseurs (supérieure à la stabilité moyenne), et, par conséquent, une spécificité croissante de l'adaptation sociologique aux forts compétiteurs.

Le second indice, le comportement moyen d'une espèce dans toutes les situations de rencontre, procure une mesure comparative des performances de chaque espèce. Ainsi, *Medicago sativa* produit plus que *Dactylis glomerata*, lequel surpasse nettement *Trifolium hybridum* (dans les conditions de l'expérience).

Une nouvelle analyse du comportement des espèces étudiées par CAPUTA peut être conduite en portant ces deux indices ensemble comme coordonnées d'un diagrammes de dispersion à deux dimensions. Ceci permet une interprétation beaucoup plus vaste des données (Fig. 5) en généralisant les conclusions que l'on peut en tirer. Chaque espèce est représentée par un seul point dont la position indique le type d'adaptation sociologique (coefficient de régression) et le comportement moyen de chaque espèce. L'un des avantages de cette représentation est qu'elle permet de décrire aisément un échantillon important d'espèces.

La distribution des espèces par rapport au rendement moyen dépend dans une certaine mesure de l'échantillon particulier d'agresseurs utilisé pour l'estimation. La position dans la figure 4 de la performance en culture pure renseigne sur le bénéfice ou non rencontré par l'espèce du fait de situations d'hétéro-rencontre.

L'utilisation, dans cette méthode, d'une valeur moyenne des performances pour un échantillon d'espèces fournit une mesure condensée du milieu biologique social, dont la valeur permet de classer quantitativement les agresseurs.

Les régressions linéaires simples décrivant chaque type d'adaptation sociologique des espèces vis-à-vis d'une gamme d'agresseurs fournissent donc une mesure quantitative de la stabilité sociologique. Des espèces telles que *Trifolium hybridum* avec un très faible coefficient de régression ($b = 0{,}32$) présentent un degré élevé de stabilité sociologique. Les rendements de *T. hybridum* en présence de chaque agresseur sont presque les mêmes. Une stabilité sociologique absolue serait exprimée par $b = 0{,}0$. Elle correspondrait à une situation de neutralisme vis-à-vis de l'échantillon d'anta-

gonistes testé. La figure 4 révèle l'avantage, en terme de survie, d'une telle espèce sociologiquement stable : en présence d'agresseurs puissants, elle maintient son rendement (relatif à la culture pure) nettement au-dessus d'espèces comme *Lotus corniculatus, Phleum pratense* et *Festuca pratensis* (dont la première est précisément une espèce sociologiquement instable).

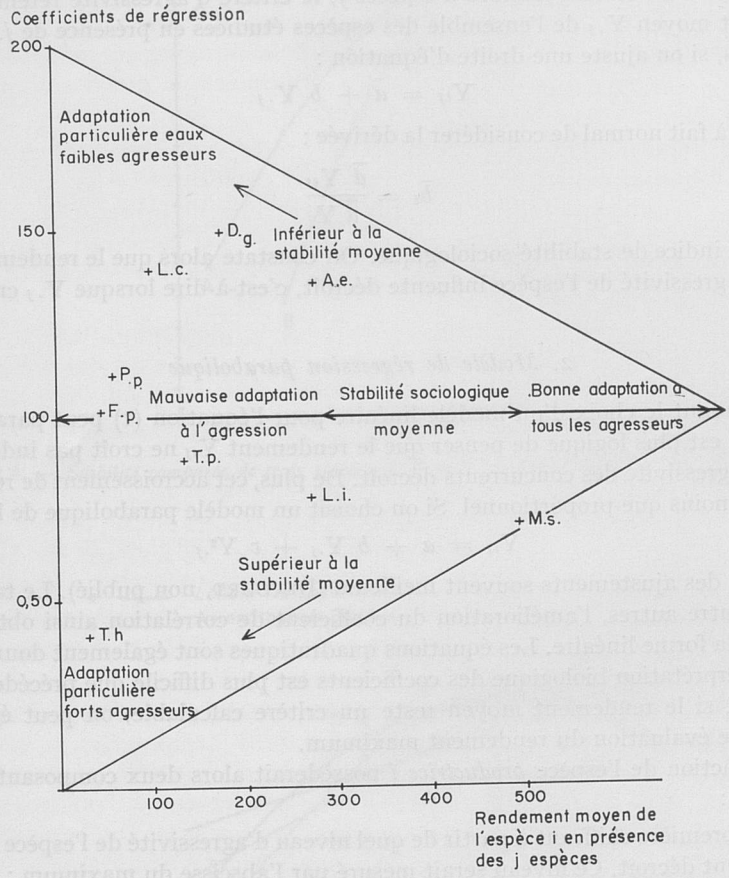



FIG. 5. — *Relation entre l'aptitude à la production d'une espèce et sa stabilité sociologique.*

Il semblerait (mais le faible nombre de points incite à une extrême prudence) que la variabilité (entre espèces) au point de vue stabilité sociologique (coefficient de régression) soit inversement proportionnelle au rendement moyen. Pour un échantillonnage important d'espèces, on devrait donc tendre vers une configuration triangulaire des points sur la figure. Les trois espèces les plus productrices ont leurs coefficients de régression compris entre 0,70 et 1,35 ; alors que la stabilité sociale des autres espèces varie de 0,32 à 1,47.

L'espèce idéale possédant une adaptation sociologique générale devrait avoir la performance potentielle maximum en présence de l'agresseur le plus faible, associée au maximum de stabilité sociologique. En fait, l'espèce présentant la stabilité sociologique la plus forte est ici celle qui a le rendement le plus faible. Mais c'est là un

point de vue d'agronome. Sous l'aspect évolutif, une telle étude devrait être envisagée non pas en mesurant des biomasses, mais en s'intéressant à la stabilité sociologique de caractères, tels que le nombre de graines par individus, qui ont une signification d'une génération à l'autre.

Il apparaît donc intéressant de calculer le rendement $Y_{ij}$ d'une espèce étudiée $i$ en présence d'un certain nombre d'espèces $j$, le critère d'agressivité retenu étant le rendement moyen $Y_{.j}$ de l'ensemble des espèces étudiées en présence de $j$. Dans ces conditions, si on ajuste une droite d'équation :

$$Y_{ij} = a + b\ Y_{.j} \qquad (1)$$

il est tout à fait normal de considérer la dérivée :

$$\bar{b}_i = \frac{\bar{d}\ Y_{ij}}{\bar{d}\ Y}$$

comme un indice de stabilité sociologique. On constate alors que le rendement croît, lorsque l'agressivité de l'espèce influente décroît, c'est-à-dire lorsque $Y_{.j}$ croît.

### 2. *Modèle de régression parabolique*

Cependant le choix d'un modèle linéaire pour l'équation (1) peut paraître arbitraire et il est plus logique de penser que le rendement $Y_{ij}$ ne croît pas indéfiniment lorsque l'agressivité des concurrents décroît. De plus, cet accroissement de rendement peut être moins que proportionnel. Si on choisit un modèle parabolique de la forme :

$$Y_{ij} = a + b\ Y_{.j} + c\ Y^2_{.j}$$

on obtient des ajustements souvent meilleurs (DECOURT, non publié). Le tableau 10 indique, entre autres, l'amélioration du coefficient de corrélation ainsi obtenue par rapport à la forme linéaire. Les équations quadratiques sont également données.

L'interprétation biologique des coefficients est plus difficile que précédemment ; cependant, si le rendement moyen reste un critère calculable, on peut également obtenir une évaluation du rendement maximum.

La réaction de l'espèce *productrice i* possèderait alors deux composantes (selon DECOURT) :

*a*) la première chiffrant à partir de quel niveau d'agressivité de l'espèce influente le rendement décroît. Ce niveau serait mesuré par l'abscisse du maximum :

$$Y_{ij}\ \text{max.} = -\frac{2c}{b}$$

Plus cette valeur est élevée, plus la résistance à l'agression de l'espèce $i$ est faible ;

*b*) la seconde, chiffrant séparément la *stabilité sociologique*, pourrait être l'inverse du rayon de courbure au voisinage du maximum :

$$\frac{I}{p} = \frac{y''}{(1 + y')^{3/2}} = 2c$$

Le coefficient $c$ serait alors le coefficient de stabilité sociologique. Selon la figure 6, pour une même résistance à l'agression, l'espèce $A$ est plus stable que l'espèce $B$ et moins stable que l'espèce $C$.

Le choix du modèle parabolique au lieu du modèle linéaire peut d'ailleurs amener

à modifier l'ordre des stabilités sociologiques ; c'est ce qui se passe, par exemple, entre *Lolium italicum* et *Arrhenatherum elatius*, cette dernière espèce étant aussi

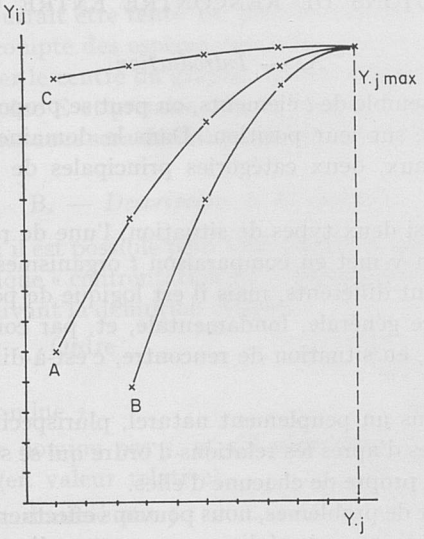



FIG. 6. — *Stabilité comparée de trois espèces* A, B *et* C, *de même résistance à l'agression.*

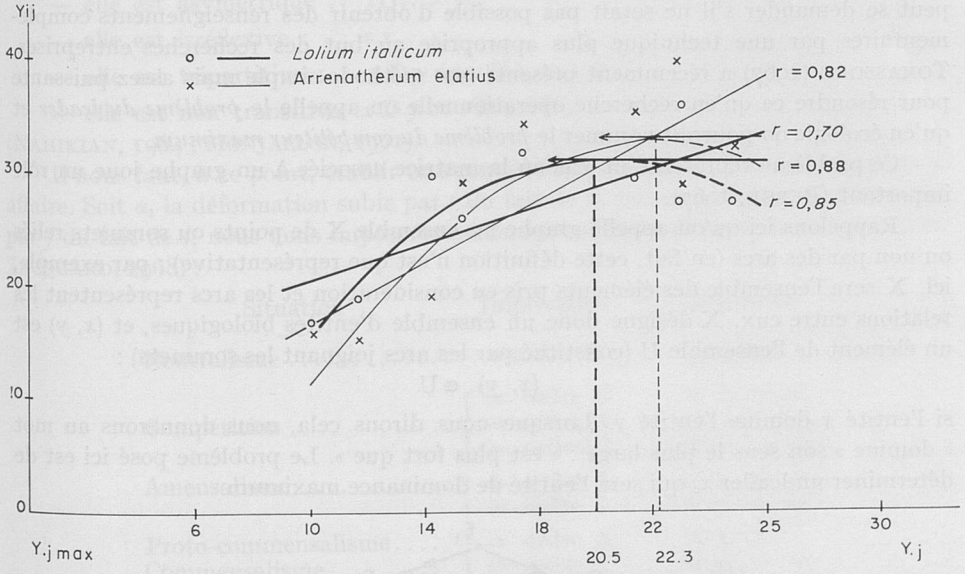



FIG. 7. — *Relation entre le rendement d'une espèce* i *en présence d'une espèce* j (Yij) *et le rendement moyen des* i *espèces en présence de l'espèce* j (Yj) : *comparaison des ajustements linéaires et paraboliques.*

stable que *L. i.* dans le cas de l'ajustement parabolique et moins stable dans le cas de l'ajustement linéaire (fig. 7).

## IV. — TRANSPOSITION DU PROBLÈME DU LEADER AUX SITUATIONS DE RENCONTRE ENTRE VÉGÉTAUX

### A. — *Introduction*

Étant donné un ensemble de $t$ éléments, on peut se proposer d'établir un classement qui nous renseigne sur leur position. Dans le domaine des relations sociales entre organismes végétaux, deux catégories principales de problèmes peuvent se présenter :

— après avoir choisi deux types de situation, l'une de rencontre ou voisinage, l'autre de séparation, on y met en comparaison $t$ organismes ; il est vraisemblable que les classements seront différents, mais il est logique de penser qu'il est possible de dégager une tendance générale, fondamentale, et, par conséquent, une relation d'ordre non contingente, en situation de rencontre, c'est-à-dire relative au comportement social,

— d'autre part, dans un peuplement naturel, plurispécifique, on peut essayer de hiérarchiser les espèces d'après les relations d'ordre qui se sont établies entre elles et compte-tenu de l'effet propre de chacune d'elles.

Dans le premier type de problèmes, nous pouvons effectuer dans chaque situation un certain nombre de mesures, puis réaliser, comme nous l'avons vu précédemment, une analyse de variance plus ou moins élaborée (simple, factorielle, hiérarchisée, diallèle). Les conclusions que nous pouvons en tirer ont un intérêt certain ; mais on peut se demander s'il ne serait pas possible d'obtenir des renseignements complémentaires par une technique plus appropriée au but des recherches entreprises. Tomassone (1967) a récemment présenté une méthode simple mais assez puissante pour résoudre ce qu'en recherche opérationnelle on appelle le *problème du leader* et qu'en écologie on pourrait nommer le *problème du compétiteur maximum*.

Ce problème représente un cas où la matrice associée à un graphe joue un rôle important (Berge, 1967).

Rappelons ici qu'on appelle graphe un ensemble X de points ou sommets reliés ou non par des arcs (en fait, cette définition n'est que représentative) ; par exemple, ici, X sera l'ensemble des éléments pris en considération et les arcs représentent les relations entre eux. X désigne donc un ensemble d'entités biologiques, et $(x, y)$ est un élément de l'ensemble U (constitué par les arcs joignant les sommets) :

$$(x, y) \in U$$

si l'entité $x$ domine l'entité $y$. Lorsque nous dirons cela, nous donnerons au mot « domine » son sens le plus large : « est plus fort que ». Le problème posé ici est de déterminer un leader $x_0$ qui sera l'entité de dominance maximum.

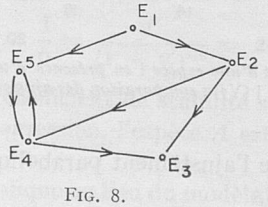



Fig. 8.

Considérons le graphe de la figure 8, où les sommets représentent les espèces d'un peuplement végétal, et où un arc va de $E_i$ à $E_j$, si $E_i$ a une action biologique suffisante sur $E_j$. Des graphes de ce type ont été étudiés en sociologie humaine (MORENO, 1954). On pourrait être tenté de prendre comme leader l'espèce la plus dominante, sans tenir compte des espèces dominées ; ou bien, on pourrait envisager de prendre comme leader le centre du graphe. Il vaut encore mieux mesurer la puissance $\pi$ (E) de toute espèce E et prendre comme leader l'espèce $E_0$ dont la puissance est maximum. (Cette puissance sera définie plus loin), (KEMENY *et al.*... 1956 ; SEARLE, 1966).

B. — *Description de la méthode*

Nous supposons qu'il est possible pour tout couple, d'établir une relation d'ordre et nous associons à chaque « confrontation $i/j$ », deux nombres $a_{ij}$ et $a_{ij}$ qui peuvent prendre trois valeurs suivant la définition ci-après :

| Ordre | Valeurs de : $a_{ij}$ | $a_{ji}$ |
|---|---|---|
| A — Si l'élément $i$ domine $j$ | 2 | 0 |
| B — Si l'élément $i$ ne domine pas $j$, et s'il n'est pas modifié par lui (en valeur relative) | 1 | 1 |
| C — Si l'élément $i$ est dominé par $j$ | 0 | 2 |

La relation d'ordre sociologique ainsi posée est une relation de *domination* (D). Elle satisfait aux postulats suivants :

— elle est asymétrique : $x D y \Rightarrow y\ x$

— elle est irréflexive : $x\ x$

— elle est tripartitive : $x$ D $y$ ou $y$ D $x$ ou $y\ x$

— elle est non transitive : $x$ D $y$ et $y$ D $z\ x$ D $z$

(NAHIKIAN, 1964 ; MONJALLON, 1961).

Il nous faut, à ce point, établir une convention pour définir l'ordre auquel on a affaire. Soit $\alpha_1$ la déformation subie par $i$ du fait de la présence de $j$ et $\alpha_2$ celle subie par $j$ du fait de $i$, nous nous imposerons comme modalités (d'après le tableau 4 in JACQUARD, 1968) :

| Situation | Implication | Conditions |
|---|---|---|
| Neutralisme | ⇒ ordre B | évident |
| Compétition | ⇒ ordre B | si $\alpha_1 = \alpha_2$ |
| | ⇒ ordre A | si $\lvert\alpha_1\rvert < \lvert\alpha_2\rvert$ |
| | ⇒ ordre C | si $\lvert\alpha_1\rvert > \lvert\alpha_2\rvert$ |
| Amensalisme | ⇒ ordre A | si $\alpha_2 > 0$ |
| | ⇒ ordre C | si $\alpha_1 > 0$ |
| Proto-commensalisme | ⇒ ordre A | si $\alpha_1 > 0$ |
| Commensalisme | ⇒ ordre C | si $\alpha_2 > 0$ |
| Proto-coopération | ⇒ ordre B | si $\alpha_1 = \alpha_2$ |
| Coopération stricte | ⇒ ordre A | si $\lvert\alpha_1\rvert > \lvert\alpha_2\rvert$ |
| Mutualisme | ⇒ ordre C | si $\lvert\alpha_2\rvert > \lvert\alpha_1\rvert$ |
| Parasitisme/prédation | ⇒ ordre A | si $\alpha_1 > 0$ |
| Antagonisme | ⇒ ordre C | si $\alpha_2 > 0$ |

TABLEAU 9

*Données de* CAPUTA (*loc. cit.*) : *rendement global sur 3 ans. Déformations plastiques relatives*

| Espèce *i* | Espèce *j* | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *Lolium italicum* | *Arrhenatherum elatius* | *Dactylis glomerata* | *Phleum pratense* | *Festuca sativa* | *Medicago pratensis* | *Trifolium pratense* | *Lotus corniculatus* | *Trifolium hybridum* |
| *Lolium italicum* | 0<br>0 | — 0,20<br>+ 0,58 | + 0,68<br>+ 0,69 | — 0,82<br>+ 0,57 | — 0,87<br>+ 0,45 | + 0,22<br>— 0,10 | — 0,70<br>+ 0,39 | — 0,73<br>+ 0,92 | — 0,52<br>+ 0,50 |
| *Arrhenatherum elatius* | | 0<br>0 | — 0,60<br>+ 0,81 | — 0,76<br>+ 0,87 | — 0,81<br>+ 1,08 | + 0,40<br>— 0,16 | — 0,25<br>+ 0,53 | — 0,72<br>+ 0,52 | — 0,58<br>+ 0,70 |
| *Dactylis glomerata* | | | 0<br>0 | — 0,91<br>+ 1,45 | + 0,14<br>+ 1,27 | + 0,39<br>— 0,57 | — 0,25<br>+ 1,05 | — 0,73<br>+ 1,00 | — 0,45<br>+ 1,44 |
| *Phleum pratense* | | | | 0 | + 0,52<br>— 0,53 | + 0,22<br>— 0,66 | + 0,05<br>— 0,26 | — 0,14<br>+ 1,23 | — 0,34<br>+ 1,22 |
| *Festuca pratensis* | | | | | 0<br>0 | — 0,69<br>— 0,68 | + 0,08<br>— 0,60 | — 0,15<br>+ 1,03 | + 0,07<br>+ 1,68 |
| *Medicago sativa* | | | | | | 0<br>0 | — 0,60<br>+ 0,12 | — 0,91<br>+ 0,18 | — 0,70<br>+ 0,33 |
| *Trifolium pratense* | | | | | | | 0<br>0 | — 0,94<br>+ 0,16 | — 0,56<br>+ 0,30 |
| *Lotus corniculatus* | | | | | | | | 0<br>0 | — 0,03<br>+ 0,24 |
| *Trifolium hybridum* | | | | | | | | | 0<br>0 |

Nous pouvons évidemment supposer qu'il existe des répétitions de ces rencontres. Si $n$ est le nombre de comparaisons $i/j$, nous avons la relation :

$$a_{ij} + a_{ji} = 2n \qquad (2)$$

Nous admettons que pour $i = j$, la relation est encore vérifiée et nous poserons :

$$a_{ii} = n \qquad (3)$$

### C. — *Exemple d'application numérique*

Pour que la suite de l'exposé soit simplifiée, nous allons utiliser un exemple. Reprenons les données de J. CAPUTA relatives au rendement global sur trois ans de neuf espèces, dans toutes les situations de rencontre possibles. Nous pouvons y effectuer toutes les comparaisons entre les éléments pris deux à deux, sur la base des déformations plastiques relatives ($\alpha_1$ et $\alpha_2$) et les résultats correspondants sont reportés au tableau 9. Par exemple, pour *Lolium italicum* et *Medicago sativa*, nous avons :

$$a_{ij} = 0$$
$$a_{ji} = 2$$

Les éléments $a_{ij}$ forment une matrice carrée que nous pouvons construire sans aucune difficulté. Il est bon de vérifier que la somme de deux éléments symétriques de cette matrice est égale à 2 et que la somme de tous les éléments vaut $t^2n$ (ici 81). Le tableau 10 donne cette matrice.

TABLEAU 10

*Matrice carrée* (A) *formée par tous les éléments* $a_{ij}$ *relatifs aux situations de rencontre entre 9 espèces*

| Espèce agresseur | Espèce agressée | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *L. i.* | *A. e.* | *D. g.* | *P. p.* | *F. p.* | *M. s.* | *T. p.* | *L. c.* | *T. h.* | $p_{(1)}^{i}$ |
| *L. i.* | 1 | 2 | 1 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 14 |
| *A. e.* | 0 | 1 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 13 |
| *D. g.* | 1 | 0 | 1 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 12 |
| *P. p.* | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 5 |
| *F. p.* | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 2 | 2 | 7 |
| *M. s.* | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 17 |
| *T. p.* | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 1 | 2 | 2 | 9 |
| *L. c.* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 3 |
| *T. h.* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | | | | | | | | | | 81 |

Nous appellerons *graphe associé* à la matrice A, un graphe dont les sommets sont les points représentatifs des espèces ; chaque axe est fléché, les sens des flèches indiquent la supériorité d'une espèce sur une autre (fig. 9). Nous disons, par exemple, que *Lolium italicum* domine *Festuca pratensis*, lorsqu'il la rencontre et nous indiquons ce résultat par une double flèche. Mais ce que nous désirons c'est trouver l'espèce la plus dominante. Dans cette recherche, il est logique de penser que pour qu'une espèce soit effectivement la plus dominante, il faut qu'elle domine les plus fortes. Ce problème est équivalent à celui qui consiste à rechercher parmi une série d'individus,

le plus influent : ce ne serait sûrement pas celui qui dominerait des individus, eux-mêmes sans influence, qui serait déclaré le plus influent. Il faut donc traduire tout un réseau d'influences de façon synthétique. Par exemple, sur le graphe associé, si *Medicago sativa* est toujours dominante, il n'en est pas de même de certaines espèces qui semblent difficiles à classer.

Afin de pouvoir définir une façon de calculer cette dominance, nous introduisons la notion de *puissance d'un élément*. La puissance d'ordre 1 sera la quantité obtenue en additionnant les éléments d'une ligne de la matrice (colonne $p_{(1)}$ du tableau 10). D'après ces premiers totaux, on voit dès maintenant se dessiner un classement :

*M.s., L.i., A.e., D.g., T.p., F.p., P.p., L.c., T.h.,*

chaque total représente déjà une certaine dominance des espèces, il est donc normal d'attribuer un certain poids à chaque résultat individuel $a_{ij}$. Si une espèce domine une autre espèce déjà influente, il est logique que son poids soit lui-même élevé, donc que dans le calcul de sa puissance on fasse intervenir à la fois le poids de l'adversaire et le résultat de leur rencontre. Nous définissons alors la puissance d'ordre 2 de l'élément $i$ en calculant la somme des produits de $a_{ij}$ par les puissances d'ordre 1 de $j$ :

$$
\begin{array}{lllllllllllllllll}
P^{L.i.}_{(2)} & = 1 \times 14 & + 2 \times 13 & + 1 \times 12 & + 2 \times 5 & + 2 \times 7 & + 0 \times 17 & + 2 \times 9 & + 2 \times 3 & + 2 \times 1 & = 102 \\
P^{A.e.}_{(2)} & = 0 \times 14 & + 1 \times 13 & + 2 \times 12 & + 2 \times 5 & + 2 \times 7 & + 0 \times 17 & + 2 \times 9 & + 2 \times 3 & + 2 \times 1 & = 87 \\
P^{D.g.}_{(2)} & = 1 \times 14 & + 0 \times 13 & + 1 \times 12 & + 2 \times 5 & + 2 \times 7 & + 0 \times 17 & + 2 \times 9 & + 2 \times 3 & + 2 \times 1 & = 76 \\
P^{P.p.}_{(2)} & = 0 \times 14 & + 0 \times 13 & + 0 \times 12 & + 1 \times 5 & + 0 \times 7 & + 0 \times 17 & + 0 \times 9 & + 2 \times 3 & + 2 \times 1 & = 13 \\
P^{F.p.}_{(2)} & = 0 \times 14 & + 0 \times 13 & + 0 \times 12 & + 2 \times 5 & + 1 \times 7 & + 0 \times 17 & + 0 \times 9 & + 2 \times 3 & + 2 \times 1 & = 25 \\
P^{M.s.}_{(2)} & = 2 \times 14 & + 2 \times 13 & + 2 \times 12 & + 2 \times 5 & + 2 \times 7 & + 1 \times 17 & + 2 \times 9 & + 2 \times 3 & + 2 \times 1 & = 145 \\
P^{T.p.}_{(2)} & = 0 \times 14 & + 0 \times 13 & + 0 \times 12 & + 0 \times 5 & + 2 \times 7 & + 0 \times 17 & + 1 \times 9 & + 2 \times 3 & + 2 \times 1 & = 41 \\
P^{L.c.}_{(2)} & = 0 \times 14 & + 0 \times 13 & + 0 \times 12 & + 0 \times 5 & + 0 \times 7 & + 0 \times 17 & + 0 \times 9 & + 1 \times 3 & + 2 \times 1 & = 5 \\
P^{T.h.}_{(2)} & = 0 \times 14 & + 0 \times 13 & + 0 \times 12 & + 0 \times 5 & + 0 \times 7 & + 0 \times 17 & + 0 \times 9 & + 0 \times 3 & + 1 \times 1 & = 1
\end{array}
$$

Nous aboutissons au même classement que précédemment, mais les écarts se creusent.

Nous pouvons recommencer le calcul en prenant comme nouveau poids les totaux que nous venons de calculer, le classement s'établit à nouveau, de la façon suivante (les puissances correspondantes respectives étant indiquées entre parenthèses) :

*M.s.* (695), *L.i.* (522), *A.e.* (409), *D.g.* (348), *T.p.* (129), *F.p.* (63), *P.p.* (25), *L.c.* (5), *T.h.* (1).

Si on continuait à calculer de cette façon les puissances successives, le classement resterait stable. Nous pouvons alors définir la puissance de l'élément $i$ comme la limite lorsque $k$ tend vers l'infini de la quantité :

$$\pi^{i}_{(K)} = \frac{p^{i}_{(K)}}{\sum_{i=i}^{i=t} P^{i}_{(K)}} \quad (4)$$

Cette quantité est très simple à calculer puisque c'est la $i^{eme}$ composante du vecteur propre associé à la plus grande valeur de A (WEI, 1952).

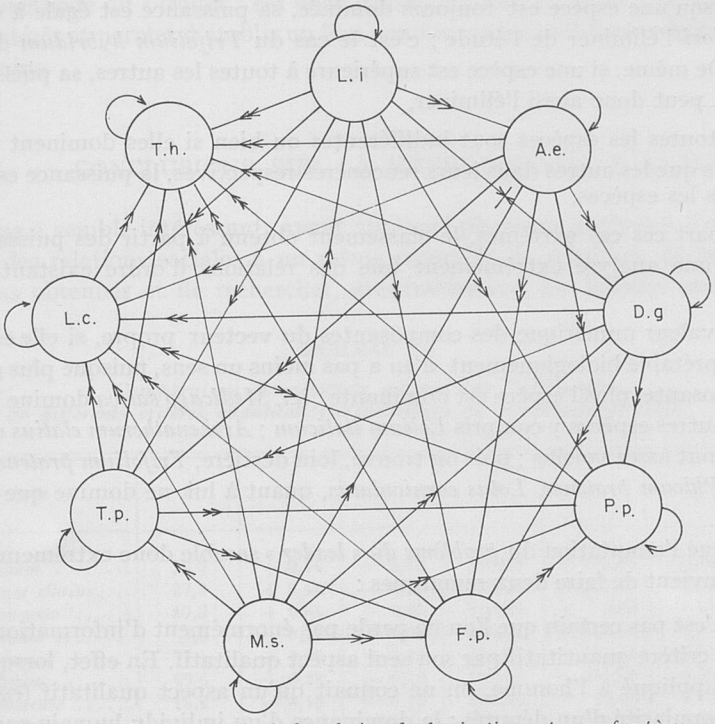



FIG 9. — *Graphe associé de la relation de domination entre neuf espèces.*

## D. — *Conclusion*

Les résultats fournis par le calcul de la puissance itérée sont regroupés au tableau II.

TABLEAU II

*Résultats fournis par le calcul de la puissance itérée*

| Espèces | Composantes (1) | Classement |
|---|---|---|
| *Medicago sativa* | 0,136 | 1 |
| *Lolium italicum* | 0,237 | 2 |
| *Arrhenatherum elatius* | 0,186 | 3 |
| *Dactylis glomerata* | 0,158 | 4 |
| *Trifolium pratense* | 0,059 | 5 |
| *Festuca pratensis* | 0,029 | 6 |
| *Phleum pratense* | 0,011 | 7 |
| *Lotus corniculatus* | 0,002 | 8 |
| *Trifolium hybridum* | 0,000 | 9 |

(1) Ce sont les raports des puissances à la somme de toutes les puissances (formules 4)

Quelques conclusions d'ordre très général concernant la méthode de classement que nous venons d'exposer peuvent être tirées :

— lorsqu'une espèce est toujours dominée, sa puissance est égale à 0, on peut donc *à priori* l'éliminer de l'étude ; c'est le cas du *Trifolium hybridum* dans notre exemple. De même, si une espèce est supérieure à toutes les autres, sa puissance tend vers 1 : on peut donc aussi l'éliminer,

— si toutes les espèces sont indifférentes ou bien si elles dominent autant de fois les unes que les autres dans leurs rencontres respectives, la puissance est la même pour toutes les espèces,

— à part ces cas extrêmes, le classement obtenu à partir des puissances peut permettre une analyse extrêmement fine des relations d'ordre existant entre les espèces,

— la valeur numérique des composantes du vecteur propre, si elle est difficilement interprétable biologiquement, n'en a pas moins un sens, puisque plus grande est cette composante, plus l'espèce est dominante : ici, *Medicago sativa* domine largement toutes les autres espèces y compris *Lolium italicum* ; *Arrhenatherum elatius* et *Dactylis glomerata* sont assez voisins ; puis on trouve, loin derrière, *Trifolium pratense, Festuca pratensis, Phleum pratense, Lotus corniculatus*, quant à lui, ne domine que *Trifolium hybridum*.

Bien que l'adaptation du *problème du « leader »* semble donc extrêmement séduisante, il convient de faire deux remarques :

1. Il n'est pas certain que l'on ne perde pas énormément d'informations en remplaçant un critère quantitatif par son seul aspect qualitatif. En effet, lorsque ce problème est appliqué à l'homme, on ne connait qu'un aspect qualitatif (estime d'un individu, popularité d'un député) ; la dominance d'un individu humain sur un autre ne peut être chiffrée de façon quantitative. Ce n'est pas le cas pour des rendements et on pourrait être tenté de porter dans la matrice de domination les déformations plastiques elles-mêmes, ou bien des rendements relatifs. Ainsi en comparant les classements de résistance à l'agression et d'agressivité donnés par le tableau 2 A à celui fourni par la matrice de domination, on constate que l'ordre des espèces obtenu par les deux méthodes est assez semblable. La corrélation de rang entre puissance de domination et agressivité est de + 0,967 et de + 0,911 entre puissance de domination et résistance à l'agression (valeurs toutes deux significatives à la probabilité de 1 p. 100). On peut donc se demander ce qu'apporte la méthode du « leader » dès lors qu'on possède des renseignements quantitatifs. On a des raisons de penser, cependant, que la notion de puissance est une expression synthétique du comportement social permettant une discrimination fine au centre de l'échelle des valeurs ;

2. Il peut sembler arbitraire, dans cette méthode, de pondérer les résultats des confrontations par les puissances d'ordre 1, 2, etc... des éléments. Le fait qu'une espèce domine une autre espèce déjà très influente ne donne *a priori* un poids plus grand à cette confrontation que si l'on admet que la résistance à l'agression est fonction de l'aptitude à l'agression. C'est d'ailleurs cette hypothèse qui est posée — fautes de connaissances plus précises pour les groupes humains. Or, le graphique de la figure 4 montre qu'il existe bien une telle relation chez les espèces étudiées, relation confirmée par ailleurs (JACQUARD, 1968) à l'aide de la notion de déformation plastique et trouvée

également par d'autres auteurs (GALLAIS, non publié). La pondération est donc motivée.

Si la méthode du « leader » est donc discutable sous certains aspects, elle garde tout son intérêt et permet d'établir un lien nouveau entre sociologie végétale et sociologie humaine.

## V. — CONCLUSIONS SUR LA MÉTHODOLOGIE D'ANALYSE

Il nous a semblé intéressant, ayant appliqué plusieurs méthodes d'analyse biométrique des relations sociales à un même ensemble de résultats, de comparer les évaluations obtenues et de rechercher, éventuellement, les liaisons entre elles. Le

TABLEAU 12

*Comparaison des résultats obtenus par l'application de différents critères quantitatifs d'évaluation du comportement social*

| Espèces | *a* | *b* | *c* | *d* | *e* | *f* | *g* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Lolium italicum* ..... | 26,7 | + 0,44 | — 0,33 | 354,89 | — 125,95 | 0,78 | 0,237 |
| *Arrhenatherum elatius* ... | 27,3 | + 0,46 | — 0,30 | 375,45 | — 117,01 | 1,35 | 0,186 |
| *Dactylis glomerata* ..... | 17,2 | + 0,64 | — 0,03 | 313,88 | + 3,68 | 1,47 | 0,158 |
| *Phleum pratense* ..... | 7,8 | — 0,17 | + 0,36 | 264,07 | + 124,33 | 1,07 | 0,011 |
| *Festuca pratensis* ..... | 7,1 | + 0,05 | + 0,33 | 270,94 | + 143,26 | 1,01 | 0,029 |
| *Medicago sativa* ..... | 49,6 | + 0,28 | — 0,49 | 537,62 | — 355,90 | 0,70 | 0,316 |
| *Trifolium pratense* ..... | 13,2 | — 0,13 | — 0,03 | 257,86 | + 19,50 | 0,89 | 0,059 |
| *Lotus corniculatus* ..... | 9,9 | — 0,45 | + 0,56 | 297,78 | + 119,76 | 1,39 | 0,002 |
| *Trifolium hybridum* ..... | 4,2 | — 0,35 | + 0,71 | 263,87 | + 188,35 | 0,32 | 0,000 |

tableau 12 donne pour les neuf espèces étudiées par J. CAPUTA les valeurs des critères suivants :

*a*) rendement moyen d'une espèce *i* en présence des 9 espèces ;
*b*) déformations plastiques relatives subies par une espèce *i* ;
*c*) déformations plastiques relatives déterminées par une espèce *i* ;
*d*) effet $\alpha$ du modèle de CHALBI ;
*e*) effet $\gamma$ du modèle de CHALBI ;
*f*) indice de stabilité sociologique ;
*g*) puissance de domination ;

ceci pour la somme des données recueillies pendant les trois années de l'expérience. Les graphiques des figures 10 à 13 ont été établis à partir de ces données. Il en ressort :

— qu'il n'existe aucune liaison entre l'ensemble des critères *a-e* et *g* et l'indice de stabilité sociologique. Cet indice représente donc une information supplémentaire qui lui est propre ;

— que les liaisons entre les déformations plastiques relatives subies par une espèce *i* et le rendement moyen de cette espèce en présence des neufs autres, d'une part, et l'effet $\alpha$ du modèle de CHALBI, d'autre part, est lâche sinon existante ;

— que les déformations plastiques relatives déterminées par une espèce *i* sont en liaison positive avec l'effet γ du modèle de CHALBI, et négative avec les critères *a*), *b*), *d*), et *g*) ;

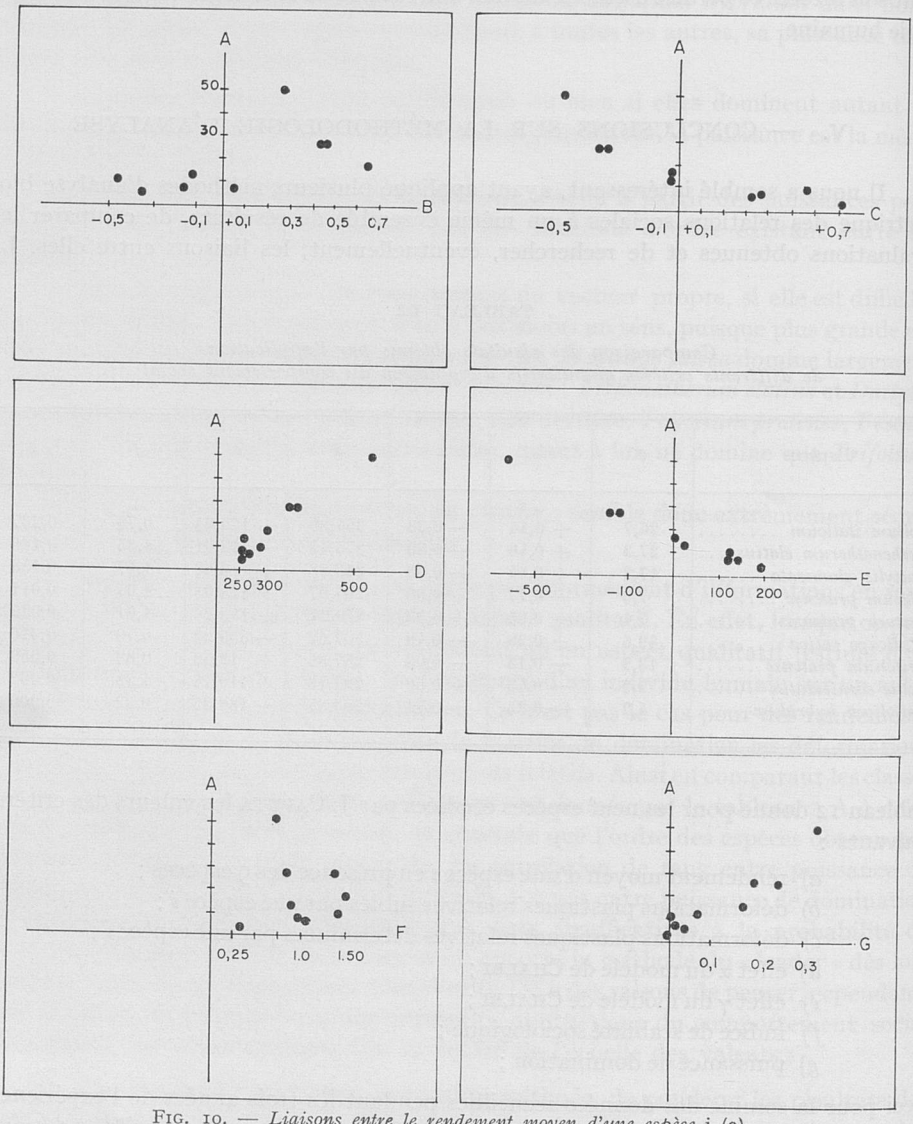



FIG. 10. — *Liaisons entre le rendement moyen d'une espèce* i (a), *en présence des 9 espèces et les autres critères* (b-g).

— que l'effet α du modèle de CHALBI est en liaison positive avec le rendement moyen d'une espèce *i* en présence de l'ensemble des autres et avec la puissance de domination, mais négative avec l'effet γ du même modèle ;

— que ce même effet γ est, en outre, en liaison négative avec les critères *a*), *b*), *e*) ;

— que la puissance de domination est une fonction positive, notamment, du

rendement moyen d'une espèce *i* en présence de l'ensemble des autres et des déformations relatives subies par cette espèce.

Étant donné que les résultats se traduisent en définitive par une classification relative des espèces, s'ils ont une valeur générale (ce qu'on peut penser étant donné

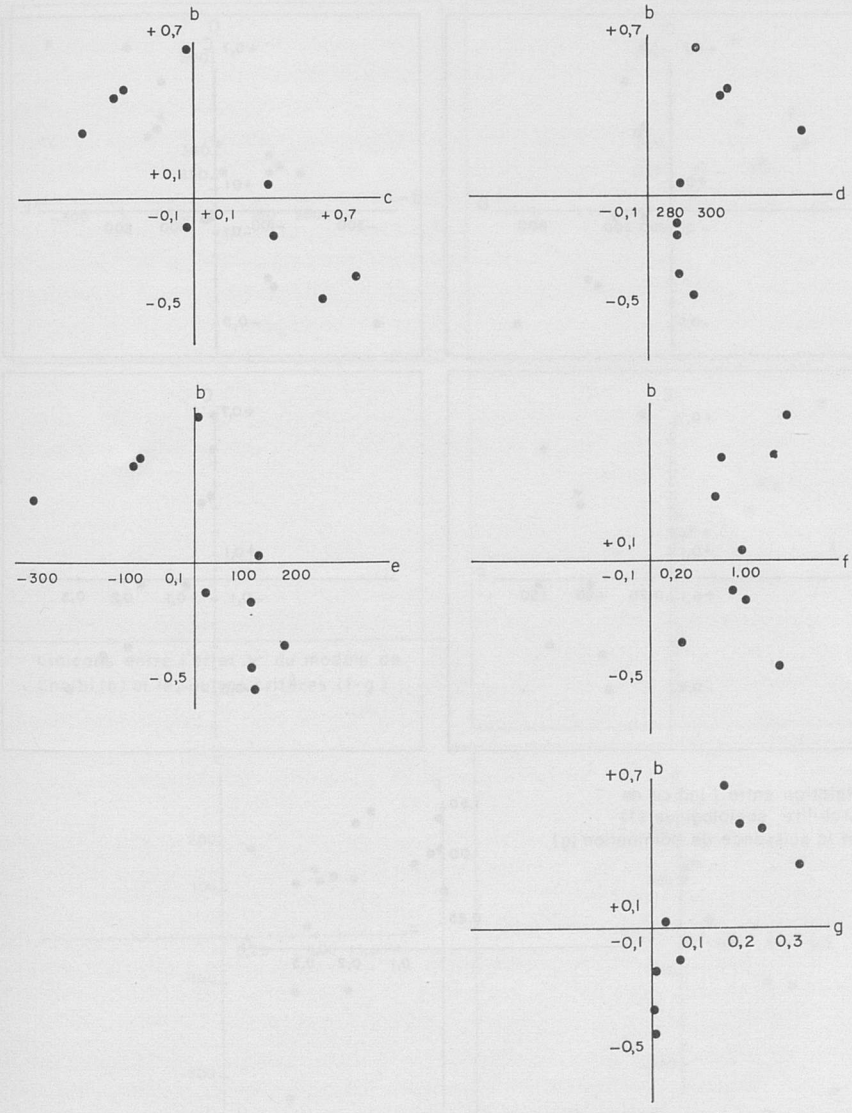



FIG. 11. — *Liaisons entre les déformations plastiques relatives subies par une espèce* i (b), *et les autres critères* (c-g).

qu'ils corroborent ce que l'on sait de la biologie des espèces considérées), on devrait en retrouver d'analogues dans des essais parallèles. L'analyse détaillée des données recueillies dans l'expérience dont le protocole est donné à l'annexe 2, analyse dont les

conclusions sont publiées par ailleurs (JACQUARD, 1969), montre que s'il existe une certaine interaction espèces × essai, l'effet espèce reste toujours important.

Cependant, si l'analyse des mêmes données par des voies différentes permet d'apprécier la valeur méthodologique des différents modèles et de proposer quelques

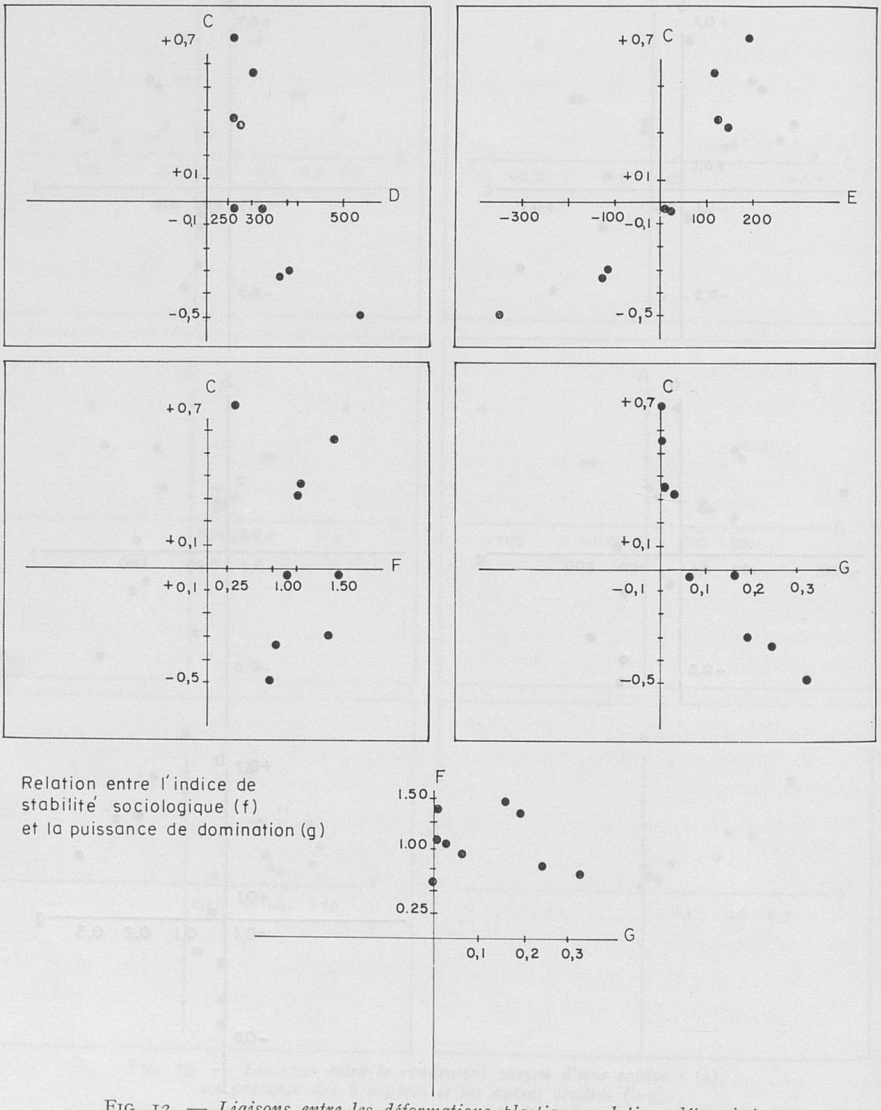



FIG. 12. — *Liaisons entre les déformations plastiques relatives déterminées par une espèce* i (c), *et les autres critères* (d-g).

orientations pour leur perfectionnement, il est nécessaire aussi d'envisager les directions possibles d'approfondissement des connaissances relatives à la sociologie végétale et même animale.

En effet, malgré leur intérêt, ces schémas d'analyse des relations entre organismes sont encore peu élaborés. En effet, ces modèles mathématiques ou analogiques, que l'on possède actuellement pour l'étude des rapports sociaux entre individus, notamment pour les recherches sur les conséquences des phénomènes de voisinage

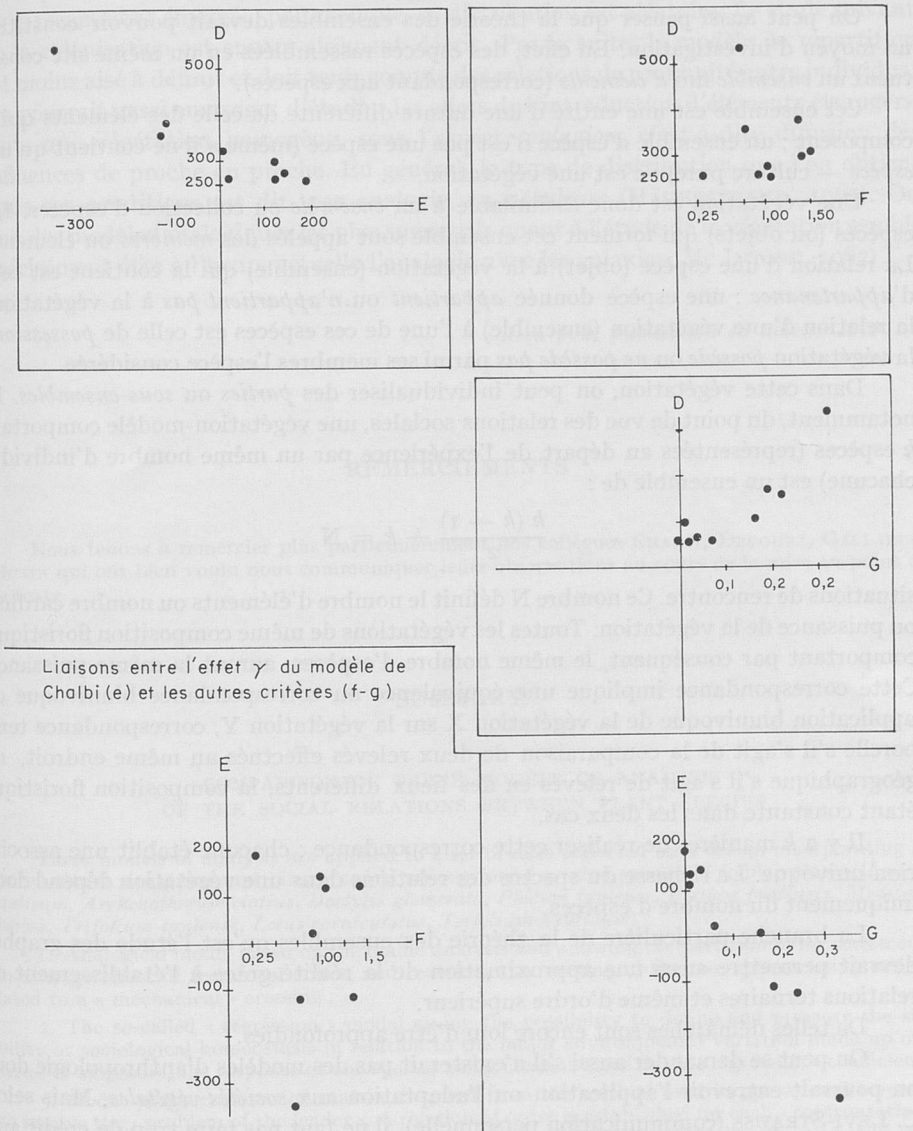



FIG. 13. — *Liaisons entre l'effet α du modèle de* CHALBI (d) *et les autres critères* (e-g).

dans une « société végétale » ou phytocoenose, constituée de plantes supérieures, ne permettent pas de dépasser le stade des études au niveau de couples d'individus (ou d'ensembles d'individus), appartenant ou non à des espèces différentes. Or, dans le

cas des espèces, la transposition à la description et à la compréhension des relations au sein des « sociétés végétales » naturelles, toujours polyspécifiques, est hasardeuse.

Dans un premier temps, il sera indispensable d'étudier conjointement les relations entre espèces prises deux à deux et, entre ces mêmes espèces, disposées de façon aléatoire, dans une végétation modèle homogène.

On peut aussi penser que la théorie des ensembles devrait pouvoir constituer un moyen d'investigation. En effet, des espèces rassemblées en un même site constituent un *ensemble* fini *d'éléments* (correspondant aux espèces).

Cet ensemble est une entité d'une nature différente de celle des éléments qui le composent ; un ensemble d'espèce n'est pas une espèce (même s'il ne contient qu'une *espèce* — culture pure) : c'est une végétation.

Une végétation est donc assimilable à un *ensemble* ou collection d'espèces. Les espèces (ou objets) qui forment cet ensemble sont appelés des *membres* ou éléments. La relation d'une espèce (objet) à la végétation (ensemble) qui la contient est celle d'*appartenance* : une espèce donnée *appartient* ou *n'appartient pas* à la végétation ; la relation d'une végétation (ensemble) à l'une de ces espèces est celle de *possession* : la végétation *possède* ou *ne possède pas* parmi ses membres l'espèce considérée.

Dans cette végétation, on peut individualiser des *parties* ou *sous-ensembles*. Et notamment, du point de vue des relations sociales, une végétation-modèle comportant $k$ espèces (représentées au départ de l'expérience par un même nombre d'individus chacune) est un ensemble de :

$$\frac{k\,(k-1)}{2} + k = N$$

situations de rencontre. Ce nombre N définit le nombre d'éléments ou nombre cardinal ou puissance de la végétation. Toutes les végétations de même composition floristique, comportant par conséquent, le même nombre d'espèces, auront la même puissance. Cette correspondance implique une équivalence ou correspondance biunivoque ou application biunivoque de la végétation X sur la végétation Y, correspondance temporelle s'il s'agit de la comparaison de deux relevés effectués au même endroit, ou géographique s'il s'agit de relevés en des lieux différents, la composition floristique étant constante dans les deux cas.

Il y a $k$ manières de réaliser cette correspondance : chacune établit une association univoque. La richesse du spectre des relations dans une végétation dépend donc uniquement du nombre d'espèces.

La branche particulière de la théorie des ensembles qu'est l'étude des graphes devrait permettre aussi une approximation de la réalité grâce à l'établissement de relations ternaires et même d'ordre supérieur.

De telles démarches sont encore loin d'être approfondies.

On peut se demander aussi s'il n'existerait pas des modèles d'anthropologie dont on pourrait entrevoir l'application ou l'adaptation aux *sociétés végétales*. Mais selon C. LEVI-STRAUSS (communication personnelle), il ne faut pas faire trop de crédit aux sciences humaines qui seraient embarrassées pour proposer des modèles complexes, et attendraient plutôt une aide de la botanique. C'est dire que toutes les recherches des écologistes sont suivies avec un considérable intérêt par leurs collègues, spécialistes d'anthropologie sociale.

Certains développements récents de cette discipline pourraient cependant être

utiles parmi lesquels ceux ayant trait à la diffusion de l'information dans un milieu humain donné, en fonction de la distance entre cellules sociales (BOUDON, 1967, COLEMAN, 1964). En effet, les études quantitatives en écologie nécessitent souvent une connaissance de la répartition spatiale des individus et des distributions mathématiques correspondantes (NEF, 1967). Ainsi, si une espèce végétale *pionnier* s'installe sur une terre récemment émergée, par exemple, sa distribution est aléatoire. Le stade suivant de la colonisation est encore aisément décrit. Par la suite, le modèle de répartition est moins aisé à définir et doit tenir compte des relations de proximité entre individus. On pourrait aussi envisager d'étudier les effets de l'introduction d'éléments étrangers, dans une végétation homogène, sous l'aspect *contagion*, c'est-à-dire diffusion des influences de proche en proche. En général, le type de distribution que l'on obtient dans ces conditions est dit, par analogie, en *nébuleuse* (HÄGERSTRAND, 1965). Or, l'un des modèles analogiques les plus suggestifs quant à l'étude de la végétation semble précisément être à l'heure actuelle l'analogie avec les galaxies (Mc INTOSH, 1967).

*Reçu pour publication en janvier 1970*

## REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier plus particulièrement nos collègues CHALBI, DECOURT, GALLAIS et HUTIN qui ont bien voulu nous communiquer leurs observations au cours de la mise au point de ce texte.

## SUMMARY

### COMPARISON OF THREE MODELS OF ANALYSIS OF THE SOCIAL RELATIONS BETWEEN PLANT SPECIES

Three models of analysis are applied to a set of data collected on a design incorporating all pure culture situations and binary combinations found in nine species of fodder plants (*Lolium italicum, Arrhenatherum elatius, Dactylis glomerata, Phleum pratense, Festuca pratensis, Medicago sativa, Trifolium pratense, Lotus corniculatus, Trifolium hybridum*) :

1. Analogical model based on the diallel analysis and allowing the partition of measurements in average effect of reciprocal action and reaction, the meeting of the two species being assimilated to a « mechanical » crossing ;

2. The so-called « regression » model giving the possibility to define and measure the stability or sociological homeostasis in relation to the major environmental variation made up of a series of agressors, the response of one species being characterized by its « regression » coefficient ;

3. Model of the domination matrix, inspired from the method used in operational research to resolve the « problem of the leader ». A relation of order is established for each « confrontation » of species and simple operations on the matrix of relations enable one to define the power of each species, in terms of components of the proper vector of the matrix.

The resulting methodological conclusions point to the consideration of possible ways of developing new models applicable to plurispecific vegetations, overtaking the studies of relations between species taken two by two. The set theory should permit contributions to this type of investigation, starting from the fact that species assembled on the same site constitute a whole of elements, whose nature is different from that of the elements.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BERGE C., 1967. *Théorie des graphes et ses applications.* 267 p. Dunod, Paris.

BOUDON R., 1967. *Analyse mathématique des faits sociaux.* Plon Éd, Paris.

CAPUTA J., 1948. Untersuchungen über die Entwicklung einiger Gräser und Kleearten in Reinsaat und Mischung. *Land. Jahr. Schweiz.*, **10**, 127 p.

CHALBI N., 1967. Biométrie et analyse quantitative de la compétition entre génotypes chez la Luzerne *Ann. Amélior. Plantes*, **17** (2), 119-58.

CHALBI N., 1969. *Contribution à l'étude des phénomènes d'interaction biologique entre génotypes en association et leur interprétation biométrique.* Thèse Doc. État, Fac. Sci., Paris, 249 p.

COLEMAN J. S., 1964. *Introduction to mathematical sociology.* Free press Ed.

DAGNELIE P., 1965. A propos des transformations de variables. *Biomét. Praxim.*, **6** (2), 59-78.

DURRANT A., 1965. Analysis of reciprocal differences in diallel crosses. *Heredity*, **20**, 573-607.

EBERHART S. A., RUSSELL W. A., 1966. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Sci.*, **6**, 36-40.

FINLAY K. W., WILKINSON O. N., 1963. The analysis of adaptation in a plant-breeding programme *Austral. J. agric. Res.*, **14**, 742-54.

HAGERSTRAND T., 1965. A Monte-Carlo approach to diffusion. *Archiv. p. europ. social.*, **6**, 43-67.

HARPER J. L., 1964. The nature and consequence of interference amonst plants. *Genetics To-day, Proc. 11 th Int. Cong. Genetics*, **2**, 465-82.

HAYMAN B. I., 1954. The analysis of variance of diallel table. *Biometrics*, **10**, 235-44.

JACQUARD P., 1968. Manifestation et nature des relations sociales chez les végétaux supérieurs. *Œcol. Planta.*, **3**, 137-68.

JACQUARD P., 1969. Study of the social relations between seven forage species at two trophic levels. *Proc. 11th Int. Grassl. Congr.* (sous presse)

KEMENY J. G., SNELL L. J., THOMPSON J. L., 1956. *Introduction to finite mathematics.* Prentice Hall, Englewood Cliffs, New-Jersey.

LEGAY M., 1966. Les différents niveaux d'intervention des mathématiques en biologie. *Bull. Ass. Prof. Math. Ens. Publ.*, **45**, 251- 3-19.

LEVINS R., 1966. The strategy of model building in population biology. *Amer. Scient.*, **54**, 421-31.

MC GILCHRIST C. A., 1965. Analysis of competition experiments. *Biometrics*, **21** (4), 975-86.

MC INTOSH R. P., 1967. The continuum concept of vegetation. *Bot. Rev.*, **33**, (2) 130-187.

MONJALLON A., 1961. *Introduction aux mathématiques modernes.* 180 p. Vuibert Éd. Paris.

MORENO J. L., 1964. *Fondements de la Sociométrie* (Trad. Lesage-Mucorps), Paris, P. U. F.

NAHIKIAN M. H., 1964. *A modern algebra for biologists.* 236 p. Univ. Chicago Press.

NEF L., 1967. Les distributions agrégatives et leur application en écologie animale. *Biométr.-Praxim.*, **8**, 3-4, 160-90.

NOONEY G. C., 1965. Mathematical models, reality and results. *J. theoret. Biol.*, **9**, 239-52.

NORRINGTON-DAVIES J., 1967. Application of diallel analysis to experiments in plant competition. *Euphytica*, **16**, 3, 391-406.

PATTEN B. C., 1968. Mathematical models of plankton production. *Inter. Rev. ges. Hydrobiol.*, **53** (3), 357-408.

SEARLE S. R., 1966. *Matrix algebra for biological sciences.* Wiley Éd., 30-1.

TOMASSONE R., 1967. Exemple d'analyse non paramétrique : application de la théorie des graphes. *Sem. Biométrie*, Nancy, Miméo, II pp.

WATT K. E. F., 1962. Use of mathematics in population ecology. *Ann. Rev. Entomol.*, **7**, 243-60.

WEI Th., 1952. *The algebric foundations of ranking theory*, thèse, Cambridge.

WILLIAMS E. J., 1962. The analysis of competition experiments. *Austr. J. biol. Sci.*, **15**, 509-25.

YATES F., 1947. Analysis of data from all possible reciprocal crosses between a set of parental line. *Heredity*, **1**, 287-301.

YATES F., COCHRAN W. G., 1938. The analysis of group of experiments. *J. agric. Sci.*, **28**, 556-80.

## ANNEXE I

*Rendement* (Kg/m²) *de toutes les combinaisons possibles entre neuf espèces*

| Espèce agresseur | Espèce productrice | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *L. i.* | *A. e.* | *D. g.* | *P. p.* | *F. p.* | *M. s.* | *T. p.* | *L. c.* | *T. h.* |
| *Lolium italicum* | 11,57<br>4,45<br>2,45 | 3,12<br>2,67<br>9,19 | 1,09<br>5,25<br>12,64 | 0,25<br>0,14<br>1,27 | 0,60<br>0,16<br>0,09 | 3,78<br>18,62<br>24,66 | 2,00<br>1,53<br>1,03 | 0,48<br>0,71<br>3,62 | 0,79<br>0,57<br>1,74 |
| *Arrhenatherum elatius* | 23,34<br>5,71<br>0,20 | 8,43<br>3,66<br>6,61 | 2,37<br>1,01<br>0,67 | 1,17<br>0,87<br>0,15 | 1,06<br>0,18<br>0,04 | 9,87<br>24,65<br>19,49 | 5,62<br>5,66<br>0,18 | 1,31<br>1,80<br>1,96 | 2,11<br>0,60<br>0,00 |
| *Dactylis glomerata* | 24,31<br>4,93<br>1,98 | 12,00<br>8,13<br>13,73 | 3,16<br>4,94<br>3,18 | 0,78<br>0,10<br>0,00 | 3,97<br>3,64<br>0,14 | 10,73<br>22,66<br>20,52 | 5,40<br>5,99<br>0,15 | 1,76<br>1,85<br>1,22 | 2,70<br>0,80<br>0,01 |
| *Phleum pratense* | 20,94<br>6,00<br>2,08 | 10,32<br>9,85<br>14,72 | 3,97<br>12,81<br>10,93 | 2,76<br>3,27<br>3,28 | 3,78<br>4,13<br>2,38 | 10,41<br>21,47<br>15,16 | 6,87<br>8,60<br>0,64 | 3,72<br>7,53<br>4,35 | 2,93<br>1,30<br>0,00 |
| *Festuca pratensis* | 19,22<br>5,78<br>1,92 | 9,69<br>9,78<br>19,58 | 3,96<br>12,00<br>9,65 | 0,91<br>0,84<br>2,63 | 2,56<br>2,71<br>1,52 | 11,87<br>28,57<br>25,12 | 7,03<br>9,03<br>0,50 | 2,48<br>6,40<br>6,46 | 3,56<br>2,98<br>0,35 |
| *Medicago sativa* | 10,54<br>4,64<br>1,46 | 7,19<br>2,66<br>5,89 | 1,67<br>2,20<br>0,94 | 1,71<br>0,87<br>0,60 | 1,06<br>0,87<br>0,11 | 9,40<br>13,60<br>15,72 | 3,91<br>2,13<br>0,01 | 0,81<br>0,87<br>0,00 | 1,70<br>0,20<br>0,00 |
| *Trifolium pratense* | 18,40<br>3,92<br>3,32 | 8,84<br>6,34<br>13,57 | 1,67<br>4,04<br>6,21 | 1,62<br>0,59<br>4,64 | 1,92<br>0,71<br>0,09 | 7,85<br>19,45<br>16,19 | 6,75<br>7,35<br>1,25 | 0,90<br>0,08<br>0,15 | 1,77<br>1,06<br>0,00 |
| *Lotus corniculatus* | 22,56<br>8,10<br>4,90 | 10,81<br>7,06<br>10,64 | 4,13<br>12,22<br>6,28 | 4,64<br>8,44<br>7,66 | 3,28<br>7,17<br>3,36 | 9,44<br>21,97<br>14,12 | 7,78<br>9,00<br>0,92 | 5,50<br>6,42<br>6,18 | 3,73<br>2,46<br>0,00 |
| *Trifolium hybridum* | 17,47<br>4,44<br>5,79 | 11,48<br>7,72<br>12,55 | 4,66<br>13,13<br>9,82 | 4,03<br>8,62<br>8,03 | 3,37<br>8,81<br>6,03 | 9,77<br>24,65<br>17,02 | 7,90<br>10,78<br>1,17 | 2,97<br>9,62<br>9,86 | 3,70<br>2,30<br>0,41 |

N. B. : Dans chaque cellule du tableau, les trois valeurs correspondent, respectivement, aux rendements 1944, 1945, 1946.

## ANNEXE 2

*Étude des relations sociales entre sept espèces*

*Traitements*

*Espèces*

1. *Dactylis glomerata* var. Floréal.
2. *Festuca arundinacea* var. Manade.
3. *Phleum pratense* var. Mélusine.
4. *Lolium italicum* var. Tétrone.
5. *Trifolium pratense* var. Flamand.
6. *T. repens* var. Type sauvage hollandais.
7. *Lotus corniculatus* var. Saskatoon.

Conditions de culture (36 plantes/cellules de compétition).

A. Parcelles élémentaires de 20 × 20 cm, toutes les répétitions dans un même bac de culture (simulation des conditions de champ).

B. En cultipots de 17 cm.

*Dispositif*

Di-allèle à deux répétitions = répétitions hiérarchisées dans les conditions de culture.

*Données recueillies*

Rendement en MS ; nombre de plantes.

*Déroulement de l'expérience*

En serre.

# ANNEXE 3

## *Mode de calcul des effets selon le modèle de Chalbi*

A) *Données élémentaires*

| Espèce agresseur | Espèce productrice | | | |
|---|---|---|---|---|
| | $E_1$ | ... | $E_n$ | $\sum_k Y_{i.k}$ |
| $E_1$ | $y_{11}$ | | $y_{1n}$ | |
| . . . | | | | |
| $E_n$ | $y_{n1}$ | | $y_{nn}$ | |
| $\sum_k Y_{.k}$ | | | | |
| $\sum_k (Y_{i.k} + Y_{.ik})$ | | | | |
| $\sum_k (Y_{i.k} - Y_{.ik})$ | | | | $\sum_k Y_{..k}$ |

k = nombre de répétitions

Carrés élémentaires :

$$s_1 = \sum_i \left\{ \sum_k (Y_{i.k} + Y_{.ik}) \right\}^2 \Big/ 2nk$$

$$s_2 = \sum_{\substack{i\,j \\ (i<j)}} \left\{ \sum_k (y_{ijk} + y_{jik}) \right\}^2 \Big/ 2k$$

$$s_3 = \sum_i \left\{ \sum_k (Y_{i.k} - Y_{.ik}) \right\}^2 \Big/ 2nk$$

$$s_4 = \sum_{\substack{i\,j \\ (i<j)}} \left\{ \sum_k (y_{ijk} - y_{jik}) \right\}^2 \Big/ 2k$$

$$s_5 = \left\{ \sum_k Y_{..k} \right\}^2 \Big/ n^2k$$

$$s_6 = \sum_{\substack{i\,j \\ (i=j)}} \left\{ \sum_k y_{ijk} \right\}^2 \Big/ k$$

$$s_7 = \sum_{\substack{i\,j \\ (i=j)}} \left\{ \sum_k y_{ijk} \right\}^2 \Big/ k$$

## ANNEXE 3 (*suite*)

B) *Variables intermédiaires*

| $(y_{ijk} + y_{jik})$ | $E_1$ | ... | $E_n$ |
|---|---|---|---|
| $E_1$ | | | $(y_{1n} + y_{n1})$ |
| . . . | | | |
| $(y_{ijk} - y_{jik})$ | | | $(y_{1n} - y_{n1})$ |
| $E_1$ | | | |
| . . . | | | |

Sommes des carrés (1)

Effet $\alpha = s_1 - 2s_5$

$\beta = s_2 - s_1 + s_5 + s_6$

$\gamma = s_2$

$\delta = s_4 - s_3$

(1) L'une de ces sommes des carrés peut être obtenue par différence avec l'effet général total ($s_7$).

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (2), 159-188.

# AMÉLIORATION DE LA QUALITÉ DES VARIÉTÉS DE BLÉ DUR

P. GRIGNAC

avec la collaboration technique de G. Poux, A. Sals (I. T. C. F.) et A. Tomas (I. N. R. A.)

*École nationale supérieure agronomique de Montpellier,*
*Institut national de la Recherche agronomique*

---

## RÉSUMÉ

La qualité, chez le Blé dur, présente une grande importance étant donné le débouché unique du grain : la fabrication des semoules et des pâtes alimentaires.

Pour un lot de grain sain, la qualité dépend, surtout, de l'indice de mitadinage et de l'aptitude à donner des pâtes jaunes et claires. La variété a une influence primordiale sur ces deux composantes de la qualité.

Les variétés de blé dur présentent des niveaux très différents de résistance au mitadinage, mais sont normalement plus résistantes que les variétés actuelles de blé tendre. Une variété résistante réunit les caractères suivants : grain normalement riche en protéines, texture vitreuse obtenue avec une faible teneur de l'albumen en ce constituant, gluten tenace et élastique. Pour une variété donnée, le mitadinage est sous la double influence de l'alimentation du grain en azote et de l'évapotranspiration potentielle au cours de la phase de formation du gluten.

La couleur globale de la pâte a été dissociée en deux indices : l'indice de jaune, qui est un caractère variétal très stable, et l'indice de brunissement qui dépend de la variété et des conditions de maturation.

Il n'existe pas de liaisons entre les caractères intéressant la productivité ou la régularité des rendements et la résistance au mitadinage ou l'aptitude à donner des pâtes jaunes et claires.

Par contre, un obstacle à la création de variétés possédant les deux composantes de la qualité provient de la liaison très étroite et négative entre ténacité du gluten et indice de jaune.

---

## INTRODUCTION

Le Blé dur (*T. durum* Desf.), à l'opposé du Blé tendre, est cultivé dans un but unique : fournir la matière première la mieux adaptée à la fabrication des semoules et des pâtes alimentaires de qualité supérieure. Son prix de revient élevé dû à la faiblesse et à l'irrégularité des rendements ne permet pas d'envisager d'autres débouchés où le grain de blé dur entrerait en concurrence avec ceux d'autres céréales.

Par ailleurs, les industries de transformation (semoulerie et fabrique de pâtes), dans la plupart des pays, considèrent que seul le grain de Blé dur est susceptible de répondre à leurs besoins. Encore faut-il que ce grain possède les qualités désirées.

Aussi, l'amélioration variétale, étant donné le débouché restreint et exclusif des récoltes, doit-elle s'intéresser autant aux caractères qualitatifs qu'à la productivité ou à la régularité du rendement.

Les exigences des industriels en matière de Blé dur sont complexes du fait de la présence de deux industries distinctes dans la transformation du grain et sont sujettes à des variations dues à l'évolution de la distribution, à l'emploi de nouvelles techniques ou aux conditions de l'approvisionnement.

Néanmoins, un rendement élevé en semoule de qualité supérieure (les semoulettes, les gruaux n'ont qu'un débouché réduit) est l'élément essentiel de la qualité pour la semoulerie.

Ce rendement dépend d'abord de l'homogénéité des lots, de l'absence de maladie ou d'accident de maturation, de la propreté et de la siccité du grain, facteurs sur lesquels, en l'état actuel de nos connaissances, la variété a peu d'influence. La teneur en enveloppes, la minéralisation du grain, variables suivant les variétés jouent un rôle secondaire dans la détermination du rendement en semoule.

Par contre, celui-ci peut varier considérablement suivant l'importance du mitadinage lequel est sous la dépendance du milieu et de la variété. MATWEEF (1963) indique une diminution de rendement de 1 p. 100 lorsque le mitadinage mesuré par l'indice Nottin (1) augmente de 10 points. Dans l'industrie, la baisse de rendement serait encore plus importante. En Amérique du Nord, les industriels admettent qu'un lot de Blé dur ayant un indice de mitadinage (2) supérieur à 50 est impropre à la fabrication des semoules de bonne qualité.

Étant donné l'amplitude des variations du mitadinage, cet élément est prépondérant dans le rendement en semoules, les différences entre variétés pour un même niveau de mitadinage étant faibles.

Pour la fabrique de pâtes, l'aptitude du grain à donner des pâtes jaune ambré est devenue un critère important avec le développement de la commercialisation sous emballage transparent. La ménagère choisirait de préférence les produits présentant une teinte jaune clair. De plus, la couleur cache certaines imperfections (manque d'homogénéité, piqûres, etc).

De même, la teneur en protéines totales et la qualité de celles-ci jouent un rôle non négligeable dans la solidité, la résistance à la cuisson, l'homogénéité de la pâte. MATWEEF (1966) admet que la présence d'une quantité suffisante de protéines dans

(1) Indice Nottin. Cet indice cherche à préciser la proportion d'albumen farineux d'un échantillon de grain. Il est établi de la façon suivante :

Pourcentage en poids des grains présentant une texture farineuse s'étendant sur moins de 10 p. 100 de l'albumen : coefficient 0,1.

Pourcentage en poids des grains présentant une texture farineuse s'étendant sur moins de 50 p. 100 de l'albumen : coefficient 0,5.

Pourcentage en poids des grains présentant une texture farineuse s'étendant sur plus de 50 p. 100 de l'albumen : coefficient 1.

L'indice Nottin est la somme des trois pourcentages multipliés par leur coefficient respectif.

(2) Indice de mitadinage : Pourcentage des grains mitadinés ou farineux quelle que soit l'importance de la texture farineuse.

Cet indice a été retenu pour toutes les transactions par les accords de Bruxelles.

En sélection, il permet de distinguer les différences de sensibilité des variétés de façon plus précise et plus rapide que l'indice Nottin.

la semoule (12 p. 100 minimum soit 14 p. 100 dans le grain) permet de fabriquer des pâtes convenables quelles que soient les qualités plastiques du gluten.

Or, si la teneur en protéine du grain est surtout sous l'influence des conditions du milieu, en culture normale, nous remarquons que la variété joue un rôle déterminant dans l'obtention du seuil désirable.

Ainsi, la variété idéale, pour l'industriel utilisateur de Blé dur, doit être résistante au mitadinage, donner un grain riche en protéines et permettre d'obtenir des pâtes jaune ambré.

Malgré leur importance, nous n'envisagerons pas, dans cette étude, les caractères variétaux : pourcentage en téguments du grain, teneur en cendres.

## I. — AMÉLIORATION DE LA RÉSISTANCE AU MITADINAGE

### 1. *Travaux antérieurs*

La bibliographie sur l'aspect, les causes, les moyens de lutte et les conséquences du mitadinage est relativement importante. Par contre, peu d'études concernent l'amélioration de la résistance au mitadinage et ses composantes.

Percival (1922) signale que l'aspect blanchâtre et opaque de l'endosperme farineux est dû à la présence de minuscules fissures qui se produisent entre les cellules.

Milner et Shellenberger (1953) montrent que les fissures internes du grain sont décelables à la radiographie et seraient dues à la perte d'élasticité des protéines au cours des processus de déshydratation. Les pluies provoquant le gonflement du grain mûr favorisent la fissuration de l'albumen vitreux et entraînent le lavage du grain. Bradbury, Cull et Mac Master (1956) précisent l'importance de ces espaces libres situés autour des grains d'amidon ou séparant les membranes cellulaires du contenu des cellules.

Pour Sharp (1927), les grains riches en protéines se contractent davantage que ceux qui sont pauvres en cet élément.

Aussi, Jonard (1960) trouve-t-il une densité réelle plus forte pour les grains à texture vitreuse.

La plupart des auteurs admettent que la présence d'une texture farineuse ou mitadine est provoquée ou favorisée par l'insuffisance de nutrition azotée à un moment donné du développement du grain. Ainsi, Buis *et al.* (1963), Berke (1966), trouvent une relation linéaire entre le logarithme de l'indice Nottin et la teneur en azote du grain.

Berg (1947), Valdeyron et Seguela (1958), Dionigi (1962) insistent sur l'importance de la variété et déterminent des différences variétales. En particulier, Valdeyron et Seguela (1958) préconisent la culture en milieu artificiel, avec suppression de l'alimentation azotée dans la semaine qui suit l'épiaison, pour déceler les variétés résistantes au mitadinage.

Mihlet (1967), après étude de deux variétés, en conditions artificielles, déclare que les variétés résistantes sont moins productives et mieux adaptées aux situations

défavorables que les variétés sensibles lesquelles sont plus productives et plus résistantes à la sécheresse.

BRAATEN *et al.* (1962) montrent que les caractères de qualité des protéines et de teneur en azote du grain s'héritent dans les croisements et ne sont pas liés à la productivité.

DAVIS *et al.* (1961), REITZ (1957) indiquent que l'aptitude à donner une texture vitreuse est liée à la qualité du gluten chez le Blé tendre. Ils signalent plusieurs relations négatives entre teneur en protéines du grain et productivité.

Ainsi, les facteurs du mitadinage sont actuellement bien connus (carence du grain en azote entraînant la présence de fissures dans l'albumen.) Par contre, les composantes de la résistance au mitadinage, la création et le comportement des variétés résistantes n'ont été que peu étudiés. Aussi, exposerons-nous les problèmes que pose l'amélioration de la résistance variétale au mitadinage en fonction de l'importance de ce caractère, des composantes qui le déterminent et des liaisons qui existent avec les autres caractéristiques agronomiques des variétés de Blé dur.

### 2. *Importance du mitadinage en France : intérêt des variétés résistantes*

En France, le mitadinage est considéré comme un accident grave entraînant de nombreuses pertes et rendant aléatoire la rentabilité de la culture du blé dur.

Suivant les années, de 1958 à 1968, 6 à 28 p. 100 des lots récoltés se sont trouvés impropres à l'utilisation en semoulerie par suite d'un mitadinage exagéré et 28 à 65 p. 100 ont été pénalisés par des réfactions dues à ce même accident.

TABLEAU I

*Importance du mitadinage*

| Pourcentage de grains mitadinés | Pourcentage du nombre d'échantillons analysés | |
|---|---|---|
| | zone méridionale | zone nord |
| Moins de 10 | 25 | 11 |
| de 10 à 20 | 19 | 13 |
| de 20 à 30 | 19 | 24 |
| de 30 à 40 | 14 | 20 |
| de 40 à 50 | 10 | 10 |
| plus de 50 | 13 | 22 |
| | Total 100 | 100 |

N. B. Au-dessus de 20 p. 100 : réfactions.
Au-dessus de 50 p. 100 : le blé n'est plus sain, loyal et marchand.

Pour préciser l'importance du phénomène, nous avons réuni dans le tableau I les résultats des analyses effectuées sur 1 500 échantillons provenant de cultures bien conduites au point de vue fertilisation azotée et portant sur quatre années

(1964 à 1968) aux conditions climatiques différentes. Les régions de culture du Blé dur ont été groupées en deux zones : la zone méridionale où le Blé dur est semé en automne et en hiver, la zone nord, au-dessus du 45e parallèle où les semis sont réalisés au printemps. Ainsi, seulement 44 p. 100 des échantillons de la zone méridionale et 24 p. 100 de ceux de la zone nord n'ont pas subi de diminution de prix à cause du mitadinage.

La carence en azote étant la cause principale de l'accident, il devrait être plus fréquent dans la région méridionale où les sols sont plus pauvres en matière organique et où les fumures azotées sont normalement moins copieuses et moins efficaces à cause du climat irrégulier que dans la zone nord. Mais, dans la première zone ne sont cultivées que des variétés résistantes alors que, dans la moitié nord de la France il n'existe que des variétés sensibles.

De plus, fréquemment les pluies à la veille de la moisson provoquent le lavage du grain souvent confondu avec le mitadinage. En effet, une pluie d'une durée supérieure à 8 heures ou l'alternance de « mouillage » et de « séchage » dans les champs provoque un décollement d'abord des assises périphériques du grain, ensuite, des parois cellulaires de l'endosperme et crée des poches d'air entre ceux-ci qui donnent un aspect farineux au grain.

Dans un mémoire antérieur (GRIGNAC, 1967) nous avons montré que la texture vitreuse résistait d'autant mieux au lavage que le grain était plus riche en azote et appartenait à une variété résistante au mitadinage. Aussi, malgré la généralisation de l'emploi de fumures azotées copieuses apportées à des stades favorables, à cause des aléas du climat, l'utilisation des variétés résistantes au mitadinage demeure une assurance intéressante. Pour confirmer ce fait, nous indiquons, dans le tableau 2

TABLEAU 2

*Variété et mitadinage*

| Pourcentage de grains mitadinés | Nombre de lots analysés | |
|---|---|---|
| | variétés résistantes | variétés sensibles |
| Moins de 10 | 25 | 6 |
| de 10 à 20 | 12 | 10 |
| de 20 à 30 | 8 | 10 |
| de 30 à 40 | 6 | 12 |
| de 40 à 50 | 4 | 8 |
| plus de 50 | 5 | 14 |
| Total | 60 | 60 |

les résultats des analyses des récoltes de 60 essais correctement fertilisés et comprenant deux variétés résistantes (*Bidi 17* et *Montferrier*) et deux variétés sensibles (*Lakota* et *Wells*).

Ainsi, la variété joue-t-elle un rôle prépondérant dans la lutte contre cet accident et l'amélioration de la résistance variétale est un objectif important si elle n'entraîne pas, par ailleurs, l'introduction de défauts majeurs.

### 3. *Classement des variétés d'après leur résistance au mitadinage.*

L'examen des grains des variétés cultivées pendant plusieurs années, en faisant varier la fumure azotée, permet de déterminer un classement au sujet de la résistance au mitadinage. Il a été possible de déterminer 6 classes différentes de sensibilité. Étudiées dans des milieux différents, les variétés admettent un groupement très voisin de celui obtenu à Montpellier.

Les variétés de Blé tendre *Florence* × *Aurore, Poncheau et Magdalena* dans cette espèce, réalisent le plus souvent un grain à texture vitreuse. Or, dans la classification des variétés de Blé dur, elles seraient considérées comme très sensibles au mitadinage. Ainsi, l'aptitude à donner une texture vitreuse est plus grande chez le Blé dur que chez le Blé tendre.

Les variétés résistantes ou peu sensibles proviennent toutes du bassin méditerranéen occidental et appartiennent à la sous espèce *T. durum* sp. *mediterraneum* (VAV.) MIHI.

Les variétés sensibles et très sensibles comprennent des variétés d'origine russe (*T. durum* sp. *europeum* VAV.), les variétés américaines qui sont issues des variétés russes et deux variétés françaises provenant de croisements avec les variétés américaines.

La plupart des variétés assez sensibles appartiennent à la sous-espèce *T. durum* sp. *syriacum* MIHI et ont pour origine le Moyen-Orient.

Le mitadinage est fréquent dans les pays du bassin occidental de la Méditerranée ; il est, au contraire, très rare en Amérique du Nord et en Russie à cause du climat très continental. Ce fait, associé au faible degré d'amélioration de l'espèce, explique le classement des variétés qui coïncide avec la classification morphologique et les centres de diversification de l'espèce. Il est probable que, très bientôt, grâce aux échanges de variétés et aux nombreux travaux de sélection réalisés dans plusieurs pays, on obtiendra un classement indépendant des caractères morphologiques et physiologiques liés à l'origine géographique.

### 4. *Les composantes de la résistance variétale au mitadinage*

#### a) *Liaison entre teneur en azote du grain et mitadinage.*

La résistance variétale au mitadinage est un fait que l'on constate, il est intéressant de connaître les divers facteurs qui provoquent les différences variétales.

Tous les auteurs qui ont étudié le mitadinage mettent l'accent sur la relation entre teneur en azote du grain et mitadinage.

Nous avons pu observer le comportement vis-à-vis du mitadinage et de la teneur en azote du grain durant plusieurs années de quatre variétés : *Bidi 17* et *Montferrier* classées résistantes, *Mandon* et *Lakota* classées sensibles, cultivées à Montpellier de façon identique.

Nous disposons, suivant les années, de 12 à 20 valeurs d'une part de l'indice Nottin allant de 5 à 90, d'autre part de la teneur en azote du grain variant de 1,50 à 2,60 p. 100. Nous éliminons les valeurs de l'indice voisines de 0 et de 100, car, pour ces valeurs, les teneurs en azote peuvent être très variables.

Dans ces conditions particulières, en 1965 et 1966, en absence d'échaudage, il a

TABLEAU 3

*Classement des variétés de Blé dur d'après leur résistance au mitadinage*

| Résistantes | Peu sensibles | Assez sensibles | Sensibles | Très sensibles |
|---|---|---|---|---|
| *Oued Zenati 268* | *Chili 921* | *Capeiti 8* | *Lakota* | *2777 Kyperounda* |
| *Bidi 17* | *Mahmoudi 981* | *D 117* | *Wells* | *Titograd* |
| *Montferrier* | *Senatore Capelli* | *Sacap* | *Mandon* | *Finland 487* |
| *Recio de Granada* | *Saba* | *Etti* | *Lez* | *Taganrog noir* |
| *Langlois* | *Candeal* | *Limnos* | *Haurani* | *Hordeiforme 413* |
| *Zeramek* | *272 Selbera* | *Heiti* | *Yuma Arizona* | *Hordeiforme 477* |
| | *Oued Zenati × Bouteille 13953* | *Grifoni* | *Sentry* | *Micurinka* |
| | *Palestinien 30 205* | *Hedba 3* | *Stewart* | *Pionerka* |
| | | *Roussia* | *Stewart 63* | *Amayelero* |
| | | *Leeds* | *Mindum* | |
| | | | *U. R. S. S. 287* | Blé tendre : |
| | | | | *Florence × Aurore* |

N. B. De très nombreuses variétés non citées se classent dans les groupes sensibles et très sensibles.

été possible d'ajuster à une fonction simple les résultats obtenus. Le logarithme de l'indice Nottin (I. N.) est fonction linéaire de la teneur en azote du grain ($x$), les coefficients de corrélation étant voisins de — 1.

Les fonctions suivantes ont été trouvées :

*Bidi 17*

1965 log I. N. = 4,72 — 1,83$x$
1966 log I. N. = 4,38 — 1,58$x$

*Montferrier*

1965 log I. N. = 4,78 — 1,86$x$
1966 log I. N. = 4,37 — 1,60$x$

*Lakota*

1965 log I. N. = 5,23 — 1,76$x$
1966 log I. N. = 4,93 — 1,56$x$

*Mandon*

1965 log I. N. = 5,27 — 1,78$x$
1966 log I. N. = 4,86 — 1,58$x$

En 1965, le mitadinage était faible en culture normale. Il était particulièrement élevé en 1966.

Les fonctions obtenues en 1966 sur *Bidi 17* et *Montferrier* sont presque identiques à celle donnée par Buis (1963) sur *Bidi 17*.

Pour une année donnée, les conditions étant identiques pour les quatre variétés, les pentes des droites sont très voisines. Mais elles sont plus fortes en 1965 qu'en 1966. Une même augmentation de la teneur en azote se traduit par une amélioration plus rapide de l'indice Nottin en 1965.

Les variations entre années sont parallèles pour les quatre variétés considérées. En fait, *Lakota* et *Mandon* ont besoin d'un supplément d'azote dans le grain de 0,3 p. 100 pour fournir le même indice Nottin que *Bidi 17* ou *Montferrier*.

Il semblerait donc logique de mesurer la résistance variétale d'une lignée par rapport à des témoins connus en utilisant deux résultats seulement et en construisant la droite correspondante. Mais il est rare (seulement 2 ans sur 8) que les résultats s'ajustent à une fonction simple étant donné l'interférence sur le phénomène de nombreux facteurs impossibles à isoler dans nos cultures.

La constatation que la vitrosité est, dans le cas des variétés sensibles, obtenue avec une teneur supérieure du grain en azote est mise en lumière dans le tableau 4 où nous avons réuni les moyennes des teneurs en protéines pour des indices de mitadinage voisin.

Nous obtenons, sur les moyennes, des résultats voisins de ceux exprimés par les fonctions présentées précédemment. Les variétés résistantes au mitadinage réalisent la texture vitreuse de l'albumen avec des teneurs en azote relativement faibles. Par contre, les variétés sensibles nécessitent une plus grande richesse du grain en azote pour donner la même texture vitreuse. Or, les variétés résistantes, dans les mêmes conditions, accumulent plus de protéines dans le grain que les variétés sensibles. Nous indiquons dans le tableau 5 les teneurs moyennes en protéines des grains de quelques variétés de caractéristiques différentes cultivées pendant 5 ans à Montpellier.

Bien que les conditions du milieu aient une importance primordiale, la richesse en azote du grain est un caractère variétal.

Les variétés résistantes ont un grain plus riche que celui des autres variétés à une exception près : *D 117*. Mais, pour une même classe de sensibilité, nous trouvons des

TABLEAU 4

*Teneur en protéines pour cent du grain en fonction de l'indice de mitadinage*

| | | Indice compris entre | |
|---|---|---|---|
| | | 55 et 50 (1) | 10 et 5 |
| R. : | *Bidi 17* | 10,98 | 12,74 |
| | *Montferreer* | 11,10 | 12,68 |
| P. S. : | *Chili 931* | 11,50 | 13,09 |
| A. S. : | *D 117* | 12,85 | 14,10 |
| S. : | *Lakota* | 12,58 | 14,71 |
| | *Wells* | 12,64 | 14,88 |
| | *Mandon* | 12,42 | 15,10 |
| | *Lez* | 12,68 | 15,15 |
| | P.p.d.s. | 0,253 | 0,193 |

R. : variété résistante ; P. S. : var. peu sensible ; A. S. : variété assez sensible ; S. : var. sensible.

(1) Un indice de mitadinage de 50 correspond souvent à un indice Nottin égal à 20.

différences très importantes : *Sentry* et surtout *Lez* et *Mandon* ont un grain plus riche en azote que celui de *Lakota* ou de *Wells*. Il n'y a donc pas une liaison étroite entre l'aptitude à donner un grain riche en protéines et la résistance au mitadinage. Ainsi, une variété sensible au mitadinage se distingue d'une variété résistante par la tendance à donner un grain relativement pauvre en azote alors que ce même grain nécessite une richesse élevée pour réaliser la texture vitreuse.

b) *Évolution de l'azote au cours de la maturation du grain.*

Dans des conditions de milieu et à des dates de floraison identiques, en l'absence d'accident, l'accumulation de l'azote dans le grain ne suit pas le même rythme quelle que soit la variété.

La figure 1 donne un exemple de l'évolution de l'azote du grain au cours de la maturation pour les variétés *Bidi 17* et *Lakota*. (Pour rendre les courbes comparables, le poids de l'azote contenu dans le grain a été ramené à un poids final de 1 000 grains secs de 50 g).

Nous retrouvons des résultats très semblables à ceux publiés par PAQUET (1964) chez le Blé tendre.

Au cours de la phase de formation du grain, l'azote contenu dans le grain croît très rapidement (constitution des cellules et différenciation de l'assise protéique).

TABLEAU 5

*Résistance au mitadinage et teneur en protéines du grain*

| | | Première série (1957-1962) | | Deuxième série (1963-1968) | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Variétés | Teneur en protéines p. 100 | Variétés | Teneur en protéines p. 100 |
| Blé dur | R. | *Oued Zenati 368* | 14,62 | *Bidi 17* | 14,83 |
| | | *Bidi 17* | 14,53 | *Montferrier* | 14,69 |
| | | *Montferrier* | 14,61 | | |
| | P.S. | *Chili 931* | 14,22 | | |
| | | *Mahmoudi 891* | 14,19 | | |
| | A.S. | *Capeiti 8* | 13,32 | | |
| | | *D 117* | 14,45 | | |
| | S. | *Stewart* | 13,72 | *Lakota* | 13,54 |
| | | *Sentry* | 14,05 | *Wells* | 13,48 |
| | | *Carleton* | 14,08 | *Sentry* | 13,97 |
| | | | | *Lez* | 14,16 |
| | | | | *Mandon* | 14,28 |
| | T.S. | *Kyperounda* | 13,44 | | |
| Blés tendres | | | | *Florence* × *Aurore* | 13,46 |
| | | | | *Étoile de Choisy* | 11,02 |
| | | P.p.d.s. | 0,292 | P.p.d.s. 5 p. 100 | 0,275 |

On constate une diminution de la teneur du grain en p. 100 de la matière sèche à cause de l'accumulation plus rapide des glucides. Mais cette diminution relative de la richesse en azote est moins prononcée pour *Bidi 17* que pour *Lakota*.

Ensuite, durant la phase du « palier hydrique », l'azote total du grain augmente moins rapidement qu'au cours de la première phase. La plus grande partie se localise

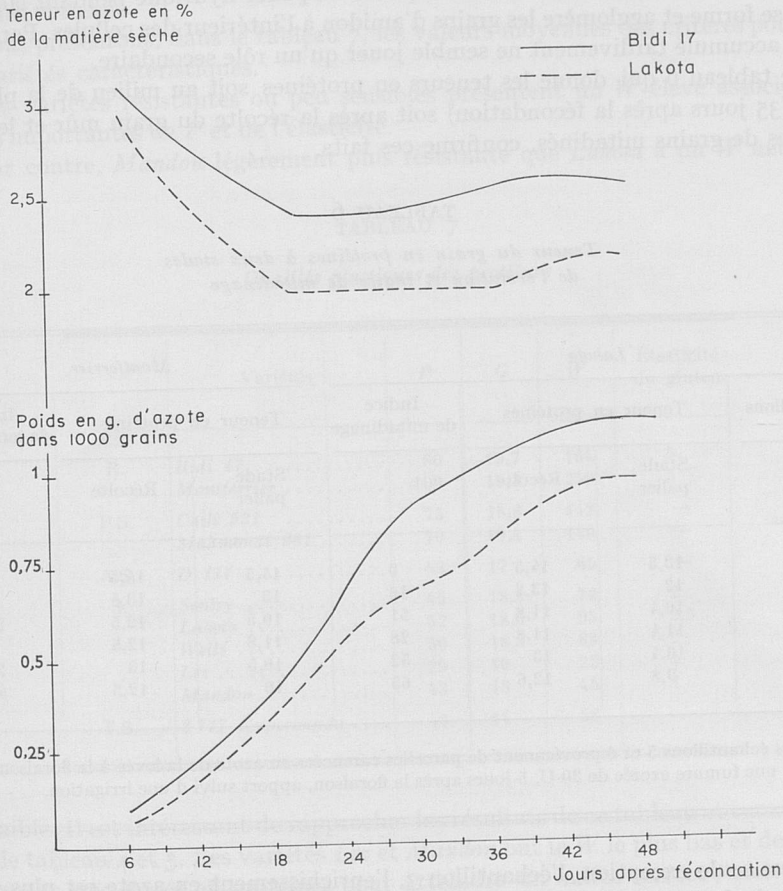



FIG. 1. — *Évolution de l'azote du grain au cours de la maturation*
——— Bidi 17
– – – – Lakota

dans l'albumen et est utilisée pour la formation du gluten lequel commence à se former au début du palier. Mais, dans le cas de *Bidi 17*, la teneur en azote augmente car l'accumulation des substances protéiques est plus rapide que celle de la matière totale. Au contraire, dans le cas de *Lakota*, au cours de cette phase, il y a équilibre entre l'accumulation de l'azote et celle de la matière sèche.

Légèrement avant la fin du palier, on assiste à une augmentation plus rapide de la teneur du grain en azote, l'accumulation de substances protéiques se poursuivant au cours de la dessiccation jusqu'au moment où le pourcentage d'eau du grain atteint 35 p. 100. A ce stade, toutes les migrations cessent. L'augmentation de la

teneur en azote au cours de la phase est plus rapide chez *Lakota* que chez *Bidi 17*.

Une évolution semblable a été trouvée en comparant d'autres variétés. Ainsi, les variétés sensibles au mitadinage se caractérisent par une accumulation d'azote plus lente que celle des variétés résistantes au cours des premières phases, mais plus rapide à la fin de la maturation. Or, le stade important pour la constitution de la texture vitreuse se situe au cours de la phase du palier hydrique pendant laquelle le gluten se forme et agglomère les grains d'amidon à l'intérieur des cellules. Par contre, l'azote accumulé tardivement ne semble jouer qu'un rôle secondaire.

Le tableau 6 qui donne les teneurs en protéines soit au milieu de la phase du palier (35 jours après la fécondation) soit après la récolte du grain mûr et les pourcentages de grains mitadinés, confirme ces faits.

TABLEAU 6

*Teneur du grain en protéines à deux stades de l'évolution et indice de mitadinage*

| Échantillons | *Lakota* | | | *Montferrier* | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Teneur en protéines | | Indice de mitadinage | Teneur en protéines | | Indice de mitadinage |
| | Stade palier | Récolte | | Stade palier | Récolte | |
| 1 | 13,5 | 14,5 | 0 | 14,5 | 14,5 | 0 |
| 2 | 12 | 13,2 | 16 | 13 | 13,5 | 0 |
| 3 | 10,4 | 11,8 | 51 | 10,5 | 12,5 | 25 |
| 4 | 11,4 | 11,8 | 28 | 11,8 | 12,5 | 6 |
| 5 (1) | 10,4 | 13 | 52 | 10,5 | 13 | 28 |
| 6 (1) | 9,8 | 12,6 | 65 | 10 | 12,5 | 40 |

(1) Les échantillons 5 et 6 proviennent de parcelles carencées en azote de la levée à la floraison ; mais, ayant reçu une fumure azotée de 30 U, 5 jours après la floraison, apport suivi d'une irrigation.

A une seule exception, l'échantillon 3, l'enrichissement en azote est plus grand pour le grain de *Lakota* au cours de la dernière phase que pour *Montferrier*.

Pour les échantillons 1, 2 et 3, nous retrouvons une bonne correspondance entre teneur en protéines du grain à la récolte et pourcentage de mitadinage.

Mais, pour les échantillons 4, 5 et 6, la relation n'est évidente qu'au stade « palier » du développement. La teneur relativement élevée au stade « palier » de l'échantillon 4 se traduit par un mitadinage inférieur à celui de l'échantillon 3. Par contre, l'enrichissement rapide au cours de la dernière phase du grain des échantillons 5 et 6 n'améliore pas la vitrosité du grain.

Ainsi, les variétés sensibles au mitadinage sont-elles handicapées par un rythme particulier de l'accumulation de l'azote dans le grain. Des conditions différentes de milieu entraînant des variations dans l'accumulation des protéines donnent des indices de mitadinage variables pour une même richesse du grain à la récolte.

c) *Qualité des protéines.*

L'étude des variétés de Blé dur à l'alvéographe Chopin n'est pas courante, car les résultats obtenus sont indépendants de la qualité des pâtes. Néanmoins, les valeurs des critères *P*, *G* et *W* associés à la mesure de l'élasticité du gluten telle qu'elle est pratiquée par MATWEEF (1966), donnent une image des qualités plastiques des protéines des variétés.

Nous présentons, dans le tableau 7, les valeurs moyennes des critères pour quelques variétés caractéristiques.

Les variétés résistantes ou peu sensibles présentent un *W* élevé associé à des valeurs importantes de *P* et de l'élasticité.

Par contre, *Mandon* légèrement plus résistante que *Lakota* a un *W* nettement

TABLEAU 7

*Qualités plastiques des protéines*

| | Variétés | *P* | *G* | *W* | Élasticité du gluten |
|---|---|---|---|---|---|
| R. | *Bidi 17* | 80 | 19,7 | 164 | 5 |
| | *Montferrier* | 109 | 19,3 | 259 | 5 |
| P.S. | *Chili 931* | 75 | 18,8 | 142 | — |
| | *Mahmoudi 981* | 70 | 19,4 | 140 | — |
| A.S. | *D 117* | 43 | 17 | 65 | — |
| S. | *Sentry* | 45 | 18,3 | 72 | 2 |
| | *Lakota* | 52 | 18,6 | 95 | 2,5 |
| | *Wells* | 50 | 18,3 | 88 | 2 |
| | *Lez* | 29 | 10 | 22 | 1 |
| | *Mandon* | 43 | 13 | 45 | 1 |
| T.S. | *2 777 Kyperounda* | 40 | 14 | 58 | — |

plus faible. Il est intéressant de rapprocher les résultats de ce tableau et ceux indiqués dans le tableau 4 et 5. Les variétés *Lez* et *Mandon* ont le *W* le plus bas et demandent une teneur très élevée en protéines pour atteindre un indice correct ; mais elles ont l'aptitude à donner un grain plus riche en protéines que celui de *Lakota*.

Ainsi, la grande résistance au mitadinage est-elle due à la combinaison des caractéristiques variétales suivantes : aptitude à produire un grain riche en protéines, tendance à accumuler rapidement de l'azote au cours des premières phases de développement du grain et disposition à élaborer un gluten élastique et tenace. *Bidi 17* et *Montferrier* sont dans ce cas.

La variété *Lakota*, au contraire, forme peu de protéines ayant des qualités plastiques peu élevées. *Mandon* a un grain relativement riche en protéines; mais la qualité de celles-ci est très médiocre.

Aussi est-il difficile d'établir la résistance d'une variété ou d'une lignée sans disposer de nombreux résultats étant donné les fluctuations des teneurs en protéines, des rythmes d'accumulation de l'azote et des valeurs des critères qualitatifs.

### 5. *Mitadinage et conditions de maturation*

Lorsqu'on compare des grains de provenances très diverses, les indices de mitadinage sont très différents pour une même variété et une même teneur du grain en azote. Ainsi, suivant les lieux de récolte, en 1967, l'indice de mitadinage du grain de *Lakota* variait de 0 à 87 pour une teneur en protéines de l'ordre de 14,5.

De même, pour la même variété, un indice de mitadinage très faible suivant les lieux de production ou les années peut correspondre à des teneurs très différentes en azote du grain. Le tableau 8 illustre ce fait.

TABLEAU 8

*Variations de la teneur en protéines pour un indice de mitadinage de 5 à 10*

| Provenance | *Kyperounda* | *Bidi 17* | *Lakota* |
|---|---|---|---|
| Israël | 13,3 | 12,1 | 12,8 |
| Algérie (Bouira) | — | 12,4 | — |
| Sud Italie | 13,6 | 12,4 | — |
| Montpellier | 14,6 à 15,4 | 12,4 à 13 5 | 14,3 à 15,1 |
| Castelnaudary | 15,9 | 12,5 à 14,1 | 14,6 à 15,5 |
| Toulouse (1) | 15,4 | 12,8 à 14,4 | 14,2 à 15,4 |
| Versailles (2) | — | 13,4 à 15,3 | 14,4 à 15,8 |
| Beauce | — | 13,3 à 15,4 | 14,2 à 15,7 |

Seuls ont été retenus les échantillons présentant ni échaudage net ni lavage.

(1) Lycée agricole d'Ondes.

(2) Domaine de la Minière.

Ainsi, dans les zones où l'évapotranspiration est intense en période de maturation et où la dessiccation du grain est rapide, la texture vitreuse est réalisée avec des teneurs du grain en azote beaucoup plus faibles que dans les situations plus humides.

a) *Mitadinage et poids de 1 000 grains.*

La vitrosité traduirait-elle une mauvaise maturation, un échaudage pondéral du grain ? Dans les zones chaudes de culture du Blé dur (Israël, Afrique du Nord) les poids de 1 000 grains sont normalement moins élevés qu'en France. Ce déficit pondéral provient de la brièveté de la période de reproduction (début montée-floraison) et n'est que rarement causé par l'échaudage du grain. Nous constatons que les poids maximaux de 1 000 grains, pour une variété donnée, sont obtenus à Montpellier et dans le sud de la France, en semis d'automne où la période de reproduction est la plus longue.

Pour préciser l'influence du poids individuel du grain sur la vitrosité, nous avons calculé les coefficients de corrélation entre poids de 1 000 grains et indice de mitadinage pour quelques variétés, d'une part, en considérant l'ensemble des résultats,

d'autre part, en éliminant les données provenant de parcelles où a sévi un accident grave (verse, forte attaque parasitaire) et en séparant les résultats des semis d'automne et des semis de printemps.

Le tableau 9 indique les coefficients de corrélation calculés à partir des divers résultats.

Ainsi, la relation entre poids de 1 000 grains et mitadinage est assez étroite lorsqu'on considère l'ensemble des résultats. Mais deux facteurs interviennent sur

TABLEAU 9

*Coefficients de corrélation entre poids de 1 000 grains et indice de mitadinage*

| | Toutes conditions | Absence d'accident | |
|---|---|---|---|
| | | Semis d'automne | Semis de printemps |
| *Bidi 17* ..... | — 0,484 | — 0,116 | — 0,098 |
| *Montferrier* ... | — 0,396 | — 0,138 | — 0,126 |
| *Mandon* ..... | — 0,519 | — 0,082 | — |
| *Lakota* ..... | — 0,544 | — 0,145 | — 0,143 |
| *Wells* ..... | — 0,355 | — | — 0,132 |
| | Significatif 1 p. 100 | Non significatif | |

le poids de 1 000 grains pour une variété donnée, d'une part, l'échaudage pondéral qui, se traduisant par une augmentation de la teneur en azote du grain pourrait favoriser l'obtention d'un grain vitreux, d'autre part la date de semis qui détermine la durée de la période de reproduction et, ainsi, influe sur le poids du grain. En particulier, les récoltes provenant de semis de printemps ont normalement un grain plus petit et plus vitreux que celui des semis d'automne.

Il est certain que les grains présentant un échaudage pondéral important (grain ridé et déformé) ont presque toujours une texture vitreuse, mais un rendement en semoule très faible.

En éliminant les facteurs : date très différente de semis et échaudage net, nous constatons qu'il n'existe aucune relation entre poids de 1 000 grains et indice de mitadinage. L'obtention de la vitrosité ne semble pas liée à un échaudage plus ou moins visible du grain. Le climat, en période de maturation, agit directement sur la formation de la texture vitreuse.

b) *Phase de réalisation de la texture.*

Pour préciser cette action du climat sur la texture de l'albumen, nous avons étudié les conséquences sur le mitadinage de conditions de maturation différentes au cours de plusieurs années dans diverses parcelles en expérimentation.

L'étude des conditions climatiques nous a permis de définir la phase de maturation qui détermine la texture du grain. Cette phase de réalisation de la texture est définie par la teneur en eau du grain : début de la phase : 60 p. 100 d'eau qui corres-

pond au stade où le gluten commence à être extractible, fin de la phase : 30 p. 100 d'eau, stade où les échanges sont terminés et où la texture est définitivement fixée sauf accident de lavage.

Dans le tableau 10, nous avons résumé les différentes observations réalisées sur les variétés *Montferrier* et *Mandon*.

L'évapotranspiration potentielle moyenne au cours de la phase a été calculée suivant la formule de BOUCHET.

Ainsi, la durée de la phase de réalisation de la texture, exprimée en somme de températures moyennes, est sensiblement constante. Cette phase, comme les divers phénomènes de la maturation, a son déroulement réglé par la température. Mais la texture obtenue sera très différente suivant l'évapotranspiration potentielle, fonction

TABLEAU 10

*Relation entre l'indice de mitadinage et les caractéristiques de la phase de réalisation de la texture*

| | Teneur en protéines | | Phase de réalisation | | | Indice de mitadinage | Poids de 1 000 grains en g |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Palier | Récolte | E T P moy. | Durée en jours | Durée en Σ temp. | | |
| *Montferrier* | 12,0 | 12,6 | 6,5 | 22 | 371 | 23 | 50 |
| | 11,9 | 12,6 | 6,8 | 19 | 363 | 6 | 50 |
| | 11,8 | 12,4 | 7,2 | 16 | 366 | 0 | 49,5 |
| | 12,6 | 13,2 | 6,6 | 22 | 360 | 8 | 51 |
| | 12,5 | 13,2 | 7,2 | 16 | 372 | 0 | 51 |
| *Mandon* | 10,6 | 11,8 | 6,5 | 20 | 358 | 68 | 45 |
| | 10,5 | 11,8 | 6,8 | 17 | 362 | 34 | 45,5 |
| | 10,4 | 11,6 | 7,2 | 16 | 368 | 6 | 46 |
| | 12 | 13,3 | 6,7 | 18 | 370 | 14 | 46 |
| | 11,8 | 13 | 7,2 | 15 | 365 | 0 | 45 |

Nota : Les résultats présentés ont été choisis à cause des valeurs très voisines que présentaient les teneurs en protéines au stade palier et au stade récolte et les poids de 1 000 grains. Ils permettent ainsi de déceler l'action des caractéristiques de la phase de réalisation de la texture sur l'indice de mitadinage.

de l'évaporation et de la température qui définit la durée de la phase en jours. Lorsque l'évapotranspiration potentielle est élevée au cours de la phase, il suffit d'une teneur relativement faible en protéines pour obtenir une texture complètement vitreuse.

Cette action des conditions climatiques sur la vitrosité permet d'expliquer les meilleurs résultats obtenus sur les mêmes variétés dans la région méridionale malgré des récoltes moins riches en azote que dans la région parisienne. Les conditions étant différentes suivant les années et les lieux de culture, nous avons là une explication de l'absence de liaison étroite entre la teneur du grain en azote et le mitadinage.

Cette augmentation de la vitrosité grâce à une maturation rapide est à rappro-

cher des constatations effectuées par FEILLET (1965). En milieu de culture sec, la proportion de gluténine, constituant le plus élastique du gluten, augmente considérablement.

### 6. *Liaisons entre résistance au mitadinage et caractères agronomiques importants*

Les caractères « résistance au mitadinage » et « richesse du grain en protéines » ont été considérés par certains auteurs comme incompatibles avec une haute productivité.

Dans nos conditions, nous ne pouvions pas étudier les liaisons entre ces caractères et ceux intéressant la productivité et la régularité du rendement sur la collection variétale étant donné le manque de diversification des variétés. En effet, toutes les variétés résistantes admettent le bassin occidental de la Méditerranée comme origine et possèdent, de ce fait, un grand nombre de caractéristiques communes tant morphologiques que physiologiques.

Nous avons calculé les liaisons sur les descendances de croisements en $F_4$, $F_5$, et $F_6$ entre variétés d'origines et de réactions très différentes. Le tableau 11 donne les coefficients de corrélation entre certains caractères agronomiques.

Ainsi, il existe une relation hautement significative entre l'indice de mitadinage et les caractères suivants :

— teneur en protéines (l'étude précédente le montrait suffisamment) ;

— poids individuel du grain et fertilité de l'épi. Les lignées à gros grains ont en général, un épi moins fertile (liaison négative entre poids du grain et fertilité de l'épi) et présentent une résistance supérieure au mitadinage ;

— poids de l'hectolitre : cette liaison est due à la densité supérieure des grains vitreux.

Il est normal que la teneur en protéines admette des liaisons très voisines de celles de l'indice de mitadinage.

La hauteur des plantes et le poids individuel du grain ont un coefficient de corrélation élevé qui provient du fait qu'il ne nous a jamais été possible de créer une lignée normale ayant une taille inférieure à 110 cm et un poids de 1 000 grains supérieur à 50 g. La liaison pour un ensemble de lignées dont la hauteur est supérieure à 100 cm n'est pas significative ($r = + 0{,}14$).

Le coefficient de corrélation négatif entre poids individuel du grain et la fertilité de l'épi explique l'absence de liaison significative entre ces deux caractères et le rendement.

Il est important de signaler que le rendement n'est lié avec aucun des caractères étudiés. En particulier, il n'y a aucune relation entre richesse du grain en azote et rendement.

Mais l'étude a été réalisée en utilisant l'indice de mitadinage obtenu dans les divers cas. Or, cet indice ne reflète qu'imparfaitement la résistance au mitadinage de la lignée envisagée.

A partir de la $F_6$, nous pensons connaître la résistance des lignées expérimentées par rapport aux témoins (nous disposons à ce stade de 8 à 15 résultats différents pour une lignée). Parmi les meilleures lignées provenant de croisements divers, nous avons étudié leur rendement à trois niveaux de fumure azotée (100 U.N, fumure jugée

TABLEAU II

*Coefficients de corrélation entre caractères pour différentes lignées de Blé dur*

| | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 = Indice de mitadinage | — 0,67** | — 0,08 | + 0,03 | — 0,32** | + 0,48** | — 0,56** | — 0,09 |
| 2 = Teneur du grain en protéines | | + 0,02 | + 0,05 | + 0,35** | — 0,34** | + 0,43** | — 0,06 |
| 3 = Date de floraison | | | — 0,06 | + 0,06 | — 0,19* | + 0,17 | + 0,03 |
| 4 = Hauteur des plantes | | | | + 0,44** | — 0,22* | — 0,10 | + 0,07 |
| 5 = Poids individuel du grain | | | | | — 0,52** | + 0,39** | + 0,11 |
| 6 = Fertilité de l'épi | | | | | | — 0,28* | — 0,04 |
| 7 = Poids de l'hectolitre | | | | | | | — 0,06 |
| 8 = Rendement | | | | | | | |

* significatif au seuil 5 p. 100
** significatif au seuil 1 p. 100.

insuffisante dans nos conditions, 150 U.N, fumure considérée comme normale et 200 U.N, fumure élevée entraînant suivant les années soit une augmentation du rendement soit une diminution sensible due à la verse.

En l'absence d'accidents graves, les résultats suivants ont été obtenus :

Lorsque l'alimentation azotée est le facteur limitant principal du rendement (fumure 100 U.), le classement des lignées sensibles au mitadinage est meilleur que celui des lignées résistantes : exemple en 1967, 12 lignées sensibles se classent en tête.

Lorsque les fumures sont élevées (150 et 200 U.), l'azote n'est plus le facteur limitant du rendement et nous ne pouvons plus distinguer un classement préférentiel des lignées sensibles au mitadinage.

Ces conclusions semblent logiques. Les variétés résistantes, accumulant beaucoup d'azote dans leurs grains, ne peuvent extérioriser leur productivité lorsque l'azote disponible est en quantité réduite.

Par contre, une alimentation importante en azote permet à ces lignées d'obtenir des rendements comparables à ceux des lignées sensibles au mitadinage qui accumulent moins d'azote dans leur grain et sont, ainsi, moins sensibles à la carence en azote.

Ainsi, dans l'état actuel de l'amélioration des variétés de Blé dur, l'obtention de variétés résistantes au mitadinage, à grains riches en protéines et à productivité élevée ne paraît pas une utopie et ne semble pas présenter de problèmes particuliers. Mais il en est autrement de l'obtention de lignées présentant une résistance élevée au mitadinage et l'aptitude à donner des pâtes fortement colorées en jaune.

## II. — L'APTITUDE A DONNER DES PÂTES JAUNES ET CLAIRES

En Amérique du Nord et en France, les industriels utilisateurs de Blé dur (semouliers et fabricants de pâtes) considèrent l'aptitude à donner des pâtes jaunes et claires comme une très importante caractéristique qualitative des variétés. Par contre, dans les pays méditerranéens, la couleur des pâtes est un élément secondaire de la qualité. Dans notre pays, le développement de la culture des variétés américaines (*Lakota*, *Wells* et *Leeds*) est dû principalement à la supériorité de ces variétés en ce qui concerne la couleur des pâtes. Il est donc nécessaire de créer des variétés répondant à nos besoins et possédant cette aptitude.

### 1. *Bibliographie*

IRVINE et ANDERSON (1953) indiquent que les principaux facteurs déterminant la couleur des pâtes sont la teneur en pigments caroténoïdes de la semoule et l'activité des lipoxydases détruisant ces pigments au cours de la fabrication de la pâte.

Les différences entre variétés pour ces caractères sont très grandes. Pour les variétés canadiennes, la quantité de pigments varie de 7 p.p.m. à 4 p.p.m. et l'activité lipoxydasique admet des valeurs de 10 à 40 µl/m/g d'oxygène. Aussi, la couleur des pâtes obtenue est-elle très différente suivant la variété choisie.

Par contre, le milieu, en l'absence d'accidents ou de maladies, n'aurait qu'une influence secondaire.

MATSUO et IRVINE (1967) admettent que l'activité des enzymes est liée à la composition des protéines du grain. En particulier, le brunissement des pâtes serait influencé par certaines protéines cupriques solubles. Ils indiquent que de nombreuses variétés de Blé tendre ont des teneurs élevées en caroténoïdes et possèdent une activité lipoxydasique très forte.

MANUNTA (1946) montre que le Blé dur italien *Capelli* se différencie des Blés tendres par une grande richesse en xanthophylle qui représente jusqu'à 50 p. 100 des caroténoïdes totaux.

WHITESIDE (1931) observe que la teneur en pigments du grain de Blé tendre est plus élevée dans les milieux secs que dans les situations humides ou irriguées. A l'opposé, MANGELS (1952) trouve, dans le cas du Blé dur, que les grains provenant des zones humides, possèdent plus de pigments caroténoïdes. Pour ces auteurs, contrairement à IRVINE et à ses collaborateurs, le milieu joue un rôle aussi important que la variété.

CLARK et SMITH (1925) étudiant la descendance de croisements indiquent que la teneur moyenne en pigments de la $F_3$ est égale à la moyenne entre les deux parents. Ils observent de nombreuses transgressions qui ont permis d'améliorer les variétés américaines pour ce caractère.

WORZELLA et CUTLER (1935) trouvent une « Héritabilité » élevée du caractère richesse en pigments pour les lignées de Blé tendre et indiquent une relation négative et étroite entre le poids spécifique, le poids individuel du grain et la teneur en caroténoïdes.

BRAATEN *et al.* (1962) font état de la présence de nombreuses transgressions sur les lignées provenant de croisements entre parents ayant des teneurs très différentes. « L'héritabilité » du caractère « teneur en pigments » est très élevée. Aussi, ils pensent qu'il est utile d'opérer une sélection précoce et qu'il est possible de prévoir une amélioration rapide.

MATWEEF et ALAUSE (1967) indiquent que la couleur de la pâte sèche est la résultante de quatre facteurs qui interfèrent entre eux :

— la présence sur le grain de taches noirâtres ou brunâtres provenant de moisissures, de fusariose ou de moucheture ;

— la teneur en pigments caroténoïdes qui assurent la teinte jaune des pâtes ;

— l'activité des enzymes qui détruisent les pigments ;

— la présence de protéines cupriques développant des teintes brunâtres dans la pâte.

Pour éviter les mesures délicates de l'activité des lipoxydases, MATWEEF et ALAUSE (1967) ont mis au point une méthode de jugement de la couleur sur des disques de pâtes ne demandant qu'une quantité très réduite de grains (20 à 50 g). Il existe une correspondance excellente entre la teinte des disques et celle des pâtes fabriquées industriellement.

Par comparaison avec les disques de variétés choisies, il a été possible d'effectuer cinq classes d'intensité de couleur.

ALAUSE (1969) a perfectionné la méthode. Il détermine la couleur des disques grâce à la mesure des réflectances au spectrophotomètre à deux longueurs d'ondes privilégiées, l'une à 480 mμ permettant de mesurer l'indice de jaune, l'autre à 550 mμ mesurant l'intensité du brunissement.

Il définit ainsi un indice de brunissement variant de 10 à 25 et un indice de jaune variant de 15 à 50.

ALAUSE (1969) confirme la relation très étroite entre indice de jaune et teneur en caroténoïdes (coeff. de corrélation = + 0,93) et indice de brunissement et activité des lipoxydases (coeff. de corrélation = + 0,91).

Étant donné que nous possédons grâce à l'amabilité de M. MATWEEF et ALAUSE de très nombreuses déterminations, nos études et la sélection variétale ont été basées sur les indices de brunissement et de « jaune » qui reflètent étroitement la couleur finale de la pâte.

### 2. *Influence de la variété et du milieu sur la couleur des pâtes*

Pour cinq variétés (*Bidi 17, Montferrier, Lez, Lakota* et *Mandon*) de nombreuses déterminations ont été réalisées sur du grain provenant de situations très différentes pendant quatre années.

Il nous est donc possible d'étudier l'influence de la variété, du lieu de culture ou de l'année sur les deux indices de couleur (brun et jaune) en comparant les variances obtenues.

Le tableau 12 donne les variances calculées pour les deux indices.

TABLEAU 12

*Variance des indices de couleur des pâtes*

| Origine de la variation | Indice de jaune | Indice de brunissement |
|---|---|---|
| Variétés | 3 801** | 2 728** |
| Stations | 415* | 1 514** |
| Années | 115 | 1 110** |
| Variétés × stations | 297 | 340 |
| Variétés × années | 230 | 218 |
| Stations × années | 140 | 204 |
| Variétés × stations × années | 97 | 82 |

** Variance significative au seuil 1 p. 100.

La variance « variété » extrêmement élevée montre que l'indice de jaune est surtout fonction de la variété. Malgré la diversité des stations situées en zone sud et en zone nord, la variance « station » est faible et seulement significative au seuil 5 p. 100. Le lieu de culture n'a qu'une importance secondaire sur la détermination de l'indice de jaune.

L'absence d'influence de l'année, malgré la présence d'années très différentes peut s'expliquer ainsi : les conditions de l'année ont une influence considérable sur le développement des accidents (germination, échaudage) et des maladies du grain. Or, nous avons conservé seulement les échantillons sains et éliminé, en conséquence, l'action de l'année.

Nous retrouvons des conclusions très voisines de celles de IRVINE et de ses collaborateurs qui considèrent que la teneur en pigments est un caractère stable.

L'indice de brunissement demeure sous l'influence prépondérante de la variété. Mais, les facteurs du milieu ont une importance supérieure à celle qu'ils ont sur l'indice de jaune. En particulier, les stations situées au nord de la Loire ou dans le Sud-Ouest ont un indice de brunissement souvent supérieur à celui que l'on trouve dans les situations méridionales. De même, en 1966 qui présentait une période humide à la veille de la maturité, les indices sont plus élevés qu'en 1967 année sèche et chaude.

Étant donné l'importance du facteur variétal sur la couleur de la pâte, nous avons réuni dans le tableau 13 pour quelques variétés importantes les teneurs moyennes en pigments des semoules et des pâtes et les valeurs moyennes des indices.

TABLEAU 13

*Variétés et couleur des pâtes*

| Variétés | Pigments en p.p.m. des semoules | Pigments en p.p.m. des pâtes | Indices de couleur des pâtes | |
|---|---|---|---|---|
| | | | jaune | brunissement |
| *Mandon* | 10,1 | 7,0 | 40 | 11,5 |
| *Adur* | 10,0 | 7,1 | 41 | 11 |
| *Lakota* | 8,4 | 6,4 | 38 | 12 |
| *Leeds* | 8,3 | 6,3 | 38 | 12 |
| *Sentry* | 8,4 | 6,4 | 38 | 12 |
| *Wells* | 8,2 | 6,1 | 36 | 12,5 |
| *Stewart 63* | 8,2 | 5,8 | 34 | 12,5 |
| *Nugget* | 8,2 | 6,0 | 35 | 12 |
| *Montferrier* | 8,4 | 2,1 | 26 | 15,5 |
| *Bidi 17* | 6,1 | 1,9 | 24 | 16,5 |
| *Oued Zenati 368* | 5,8 | 1,8 | 20 | 18,5 |
| *Chili 931* | 5,7 | 2,0 | 23 | 18 |
| *Candeal* | 5,5 | 1,9 | 22 | 18 |
| *Lez* | 4,8 | 1,7 | 20 | 18 |
| *Alcala la real* | 3,3 | — | — | — |

Nous constatons, comme l'a indiqué ALAUSE, la bonne correspondance entre teneur en pigments des pâtes et indice de jaune.

Sauf *Mandon* (variété française) et *Adur* (variété autrichienne) issues elles-mêmes de géniteurs américains ou russes, toutes les variétés riches en pigments caroténoïdes sont des variétés américaines. Par contre, les variétés du bassin méditerranéen ont un grain pauvre en pigments, à l'exception de *Montferrier*.

La teneur en pigments des pâtes reste très élevée, dans le cas des variétés américaines, le taux de destruction des pigments au cours de la fabrication étant seulement de l'ordre de 30 p. 100. Au contraire, cette perte atteint 70 à 80 p. 100 dans le cas des variétés méditerranéennes, ce qui se traduit par la production de pâtes non colorées. Ce taux de destruction marque une activité lipoxydasique très élevée pour ces dernières variétés.

Ainsi, une variété comme *Montferrier* dont le grain est aussi riche en pigments que celui de *Wells* donne, néanmoins, des pâtes nettement moins colorées.

De même, les variétés méditerranéennes ont un indice de brunissement supérieur à celui des variétés américaines. Ce fait associé à la faible teneur des pâtes en pigments caroténoïdes explique l'aspect souvent grisâtre des produits fabriqués à partir de ces blés.

L'indice de brunissement varie suivant les conditions du milieu. Parmi les facteurs de variation dus au milieu, la teneur en protéines du grain et les conditions de maturation semblent jouer un rôle essentiel.

Nous avons réuni, dans le tableau 14 quelques valeurs de l'indice de brunisse-

TABLEAU 14

*Teneur en protéines et indice de brunissement*

| Teneur en protéines % | Indice de brunissement | | | |
|---|---|---|---|---|
| | *Montferrier* | *Bidi 17* | *Lakota* | *Mandon* |
| 10 | | | 11,5 | 11,5 |
| 10-11 | | 13,1 | 12,4 | 12,2 |
| 11-12 | 12,5 | 13,2 | 12,6 | 12,1 |
| 12-13 | 13,0 | 13,4 | 12,7 | 13,0 |
| 13-14 | 15,6 | 14,8 | 13,4 | 13,4 |
| 14-15 | 17,5 | 16,9 | 14,0 | 13,6 |
| + de 15 | 18,6 | 17,8 | 14,1 | 14,3 |
| P.p.d.s. 5 p. 100 | 0,65 | 0,59 | 0,48 | 0,52 |

ment en fonction de la teneur en protéines du grain. Tous les échantillons ont été récoltés à Montpellier après une période de maturation chaude et sèche.

Les résultats du tableau 14 indiquent une augmentation de l'indice de brunissement lorsque la teneur du grain en protéines augmente. Mais l'accroissement est très rapide dans le cas de *Montferrier*, légèrement plus lent pour *Bidi 17*, nettement moins sensible pour *Lakota* et *Mandon*.

Cette constatation explique, en partie, les différences de qualité des pâtes observées sur *Montferrier*. Lorsque le grain est riche en protéines (cas fréquent dans la région parisienne), à cause d'un brunissement intense, les pâtes produites ont un aspect désagréable.

Également, pour une variété donnée, l'indice du brunissement est très sensible aux conditions de maturation et de conservation du grain.

Lorsque la maturation s'effectue en conditions sèches, l'indice est faible. Mais, la présence de pluies à la veille de la maturité, suivie ou non d'un début de germination, de la présence de microorganismes pathogènes ou saprophytes, se traduit par une augmentation très importante de l'indice de brunissement.

Dans le tableau 15, nous comparons les valeurs de cet indice obtenues sur des grains ayant des teneurs voisines en protéines et possédant des caractéristiques différentes dues aux conditions de maturation ou de conservation.

Nous constatons, pour *Bidi 17* et *Montferrier*, que la présence de défauts provoqués par des conditions défavorables de maturation entraîne très rapidement une augmentation importante de l'indice. Au contraire, les mêmes accidents chez *Lakota* ou *Wells* ont une action moins rapide, le brunissement demeure faible.

Les variations de l'indice de brunissement en fonction des facteurs du milieu nécessitent l'utilisation de variétés à indice faible dans les zones où les conditions de

TABLEAU 15

*État du grain et indice de brunissement*

| État du grain | Indice de brunissement | | | |
|---|---|---|---|---|
| | *Bidi 17* | *Montferrier* | *Lakota* | *Wells* |
| Grains intacts (maturation en période sèche) | 15 | 14 | 11 | 12 |
| Grains légèrement lavés (1) | 17 | 18 | 12 | 14 |
| Grains fortement lavés (2) | 19 | 22 | 14 | 16 |
| Grains légèrement germés (3) | 19 | 20 | 13 | 14 |
| Grains germés (4) | 23 | 24 | 15 | 17 |
| Grains légèrement fermentés (5) | 24 | 27 | 15 | 16 |
| Grains atteints de fusariose (6) | 26 | 27 | 17 | 19 |

(1) Grains légèrement lavés : couleur du grain atténuée par une chute de pluie à la veille de la récolte.
(2) Grains fortement lavés : grains blanchâtres avec décollement partiel des enveloppes.
(3) Grains légèrement germés : moins de 20 p. 100 de grains présentant un début de germination (rupture du péricarpe sur l'embryon).
(4) Grains germés : 40 p. 100 des grains montrant un début de germination.
(5) Grains légèrement fermentés : très léger brunissement du grain dû à un séchage insuffisant.
(6) Grains atteints de fusariose : 18 p. 100 des grains mis en germination ont montré une contamination nette par Fusarium.

maturation ne sont pas toujours très favorables. De plus, un indice de jaune élevé masque partiellement le brunissement et permet d'obtenir des pâtes d'aspect convenable. Naturellement, en conditions très favorables, les pâtes dérivées de ces variétés ont une teinte jaune clair très satisfaisante.

### 3. *Liaisons entre indice de jaune, indice de brunissement et certains caractères agronomiques*

L'étude a porté sur un ensemble de lignées provenant de nombreux croisements entre variétés d'origine méditerranéenne et variétés russes ou américaines.

Le coefficient de corrélation entre les deux indices a été trouvé égal à — 0,460 significatif au seuil 1 p. 100. Cette liaison, sans doute, est étroite mais elle paraissait, à l'examen des seuls résultats obtenus sur les variétés, plus rigide. Il est possible de dissocier assez facilement les deux caractères de couleur. Certaines lignées à indice de jaune élevé possèdent un indice de brunissement relativement haut qui paraît provoqué par la richesse en protéines du grain. De même, quelques lignées associent des indices de faible valeur.

Les coefficients de corrélation entre les deux indices et certains caractères agronomiques importants ont été calculés au cours de différentes années sur les lignées en cours de sélection. Les résultats sont présentés dans le tableau 16.

L'absence de liaison entre précocité à la floraison, poids de 1 000 grains, fertilité de l'épi, rendement et les deux indices de couleur montre qu'il n'y a aucune difficulté

TABLEAU 16

*Coefficients de corrélation entre caractères agronomiques et indices de couleur*

| | Indice de jaune | Indice de brunissement |
|---|---|---|
| Précocité à la floraison | — 0,08 | + 0,10 |
| Poids de 1 000 grains | — 0,11 | + 0,07 |
| Fertilité de l'épi | + 0,09 | — 0,04 |
| Rendement | + 0,10 | — 0,11 |
| Indice de mitadinage | + 0,49** | — 0,60** |
| Teneur en protéines | — 0,38** | + 0,55** |
| Tenacité du gluten | — 0,79** | + 0,84** |

** Significatif au seuil 1 p. 100.

majeure à allier à une productivité élevée la couleur favorable des pâtes. Le fait que les variétés américaines sont à petits grains est une coïncidence due à l'utilisation des géniteurs russes ou appartenant à *T. dicoccum* L.

Par contre, les liaisons significatives entre la teneur en protéines et les indices de jaune et de brunissement suggèrent que les lignées à grains riches en protéines ont tendance à avoir une couleur des pâtes inférieure à celle des lignées à grains pauvres en cet élément. Mais il existe certaines exceptions à cette tendance. En particulier, certaines lignées ou variétés (*Mandon, Leeds*) possèdent un grain assez riche en azote, et, néanmoins, des indices de couleur extrêmement intéressants.

Les coefficients de corrélation obtenus entre l'indice de mitadinage et les indices de couleur sont voisins des précédents étant donné la liaison très étroite entre l'indice de mitadinage et la teneur en protéines.

Enfin, malgré la fluctuation importante du caractère « ténacité du gluten », ce dernier est fortement associé aux indices de couleur. Un gluten tenace entraîne presque toujours un indice de jaune faible et un indice de brun élevé ce qui se traduit par la production de pâtes grisâtres. Ce fait est extrêmement gênant, car la ténacité du gluten est une composante essentielle de la résistance au mitadinage.

Ces divers résultats expliquent la constatation faite en sélection sur la qualité des Blés durs. Sélectionner sur la couleur des pâtes revient à créer des lignées sensibles au mitadinage, à gluten peu tenace et à grains pauvres en protéines. A l'opposé, obtenir une lignée très résistante au mitadinage entraîne une couleur défectueuse des pâtes.

Aussi, dans l'état actuel de l'amélioration des variétés de Blé dur, nous sommes

obligés d'envisager des solutions de compromis basées sur les constatations suivantes : la teneur en protéines et la vitrosité du grain sont des caractères fluctuants déterminés en partie par le milieu. Au contraire, l'indice de jaune est sous la dépendance de la variété. Enfin le caractère « grain riche en protéines » n'est que partiellement lié aux indices de couleur.

Il est ainsi possible de créer des lignées à indice de jaune élevé et à indice de brunissement faible et ayant un grain relativement riche en azote ce qui confère une certaine résistance au mitadinage.

Il est nécessaire d'associer à ces caractères une grande résistance à la verse autorisant l'utilisation de fumures azotées copieuses qui permettront d'obtenir normalement la texture vitreuse du grain.

### 4. *Les caractères qualitatifs (résistance au mitadinage, teneur du grain en azote et aptitude à donner des pâtes jaunes) sont-ils sélectionnables ?*

La résistance au mitadinage peut être décelée grâce aux déterminations de l'indice de mitadinage et de la teneur en protéines du grain associée à la mesure de la ténacité du gluten.

TABLEAU 17

*« Héritabilité » des caractères « indice de mitadinage » et teneur en protéines du grain*

| Croisements | $F_3$ I.M. | $F_5$ Prot. | $F_4$ I.M. | $F_6$ Prot. | $F_5$ I.M. | $F_7$ Prot. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. Résistant × sensible | | | | | | |
| *Bidi 17* × *Lakota* | 0,18 | 0,22 | 0,42 | 0,58 | 0,60 | 0,62 |
| *Montferrier* × *Sentry* | 0,14 | 0,24 | 0,51 | 0,49 | 0,51 | 0,65 |
| *Montferrier* × LD *308* | 0,21 | 0,29 | 0,48 | 0,56 | 0,68 | 0,70 |
| 2. Résistant × peu sensible | | | | | | |
| *Montferrier* × D *117* | 0,15 | 0,08 | 0,18 | 0,32 | 0,46 | 0,54 |
| *Montferrier* × *Heiti* | 0,10 | 0,13 | 0,20 | 0,41 | 0,39 | 0,48 |
| 3. Sensible × très sensible | | | | | | |
| *Wells* × *Titograd* | 0,09 | 0,10 | 0,14 | 0,30 | 0,27 | 0,32 |

I.M. = Indice de mitadinage
Prot. = Teneur en protéines

Or, ces caractères sont sous l'influence directe des facteurs du milieu. Aussi est-il nécessaire de disposer de nombreux résultats avant d'établir la résistance d'une lignée.

Pratiquement, nous devons attendre la $F_6$ pour déceler le degré de résistance d'une lignée ce qui oblige à conserver un matériel abondant, nécessite de nombreuses parcelles et demande un grand nombre d'analyses (obligation à partir de la $F_3$ d'analy-

ser les familles et les descendances des diverses lignées à 2 ou à 3 niveaux de fumure azotée).

Quant aux caractères de couleur, si l'indice de jaune admet une faible fluctuation, l'indice de brunissement varie en fonction du milieu et, de plus, nous ignorons comment ils se transmettent au cours des générations de sélection.

Pour perfectionner nos méthodes de sélection, nous avons étudié « l'héritabilité » des caractères « indice de mitadinage », teneur en protéines du grain et « valeur des indices de couleur ». Entre les générations, nous considérons « l'héritabilité » comme le coefficient de régression joignant les résultats des différentes lignées en $F_3$ ou $F_4$ ou $F_5$ et ceux observés deux ans après sur les descendances de ces lignées (tabl. 17).

Par ce test, nous ne recherchons pas un critère mathématique, mais une simple indication de la possibilité de sélection ou un contrôle de l'efficacité de cette sélection.

Normalement « l'héritabilité » du caractère « teneur en protéines » est légèrement supérieure à celle de l'indice de mitadinage. Mais, les coefficients de régression sont faibles entre les générations $F_3$ et $F_5$, il s'en suit qu'il est illusoire de sélectionner pour ces caractères en $F_3$. Lorsqu'on étudie des croisements entre parents très différents, les valeurs obtenues à partir de la $F_4$ sont suffisantes pour permettre une sélection efficace. Par contre, il faut poursuivre jusqu'en $F_5$ lorsque les géniteurs ont des caractéristiques moins éloignées.

Il n'a pas été possible de calculer les coefficients des droites de régression pour les caractères de coloration pour les divers croisements. Mais, en réunissant les résultats obtenus sur plusieurs croisements, les coefficients suivants ont été trouvés.

| | | | |
|---|---|---|---|
| indice de jaune : | $F_4 - F_5$ : 0,59 | $F_3 - F_6$ : 0,66 | $F_5 - F_7$ : 0,69 |
| indice de brun : | $F_4 - F_5$ : 0,38 | $F_3 - F_6$ : 0,54 | $F_5 - F_7$ : 0,58 |

Les résultats obtenus sur « l'héritabilité » de l'indice de jaune confirment les conclusions des auteurs américains qui trouvent une « héritabilité » élevée du caractère « teneur en pigments caroténoïdes ».

Pour l'indice de brunissement, malgré l'influence des conditions de maturation, nous obtenons une très bonne concordance entre les générations, car, à Montpellier, la maturation des Blés durs n'est que rarement perturbée.

Dans la mesure où l'on dispose de moyens suffisants pour déterminer les indices, il est donc facile dès les premières générations de sélectionner pour les caractères de coloration des pâtes.

Les résultats obtenus ont confirmé l'efficacité de la sélection sur les caractères étudiés. Il a été possible de fixer des lignées résistantes au mitadinage, à grains riches en protéines ou des lignées à grains donnant des pâtes jaunes et claires. De plus, cette étude montre qu'il est nettement plus aisé de sélectionner sur la coloration des pâtes ou la teneur du grain en protéines que sur la résistance intrinsèque au mitadinage.

## CONCLUSION

Les qualités technologiques des variétés de Blé dur ont autant d'importance que la productivité, étant donné les exigences des transformateurs.

Pour un lot de grain sain, la qualité dépend de l'indice de mitadinage, de la teneur en protéines et de l'aptitude à donner des pâtes jaunes et claires.

En France, le mitadinage est un accident grave et fréquent qui déprécie fortement les récoltes de Blé dur. L'utilisation de variétés résistantes combinée avec une fumure azotée copieuse est un moyen efficace de diminuer les risques de dépréciation des lots de grain.

Le comportement différent des variétés quant à la texture provient de la faculté de produire un grain riche en protéines et du seuil de teneur en azote nécessaire pour réaliser la texture vitreuse. Ce seuil dépend du rythme d'accumulation de l'azote dans le grain au cours de la maturation et des qualités plastiques du gluten.

La variété résistante au mitadinage réunit les caractères suivants : grain normalement riche en protéines, vitrosité obtenue avec une faible teneur en azote qui s'accumule surtout au cours des premières phases de la maturation, gluten tenace et élastique.

Mais, pour une variété donnée, le mitadinage n'est pas totalement fonction de l'alimentation en azote, il dépend, dans une large mesure, des conditions climatiques au cours de la période de maturation et plus particulièrement de l'évapotranspiration potentielle au cours de la phase de réalisation de la texture. Plus l'ETP est élevée, plus la phase est courte et plus la texture est vitreuse.

Contrairement à l'opinion de nombreux auteurs, nous ne trouvons aucune relation entre résistance au mitadinage et productivité, le rendement n'étant lié à aucun des caractères envisagés dans cette étude. Ainsi, lorsque l'alimentation azotée n'est pas le facteur limitant des rendements, les lignées résistantes peuvent être aussi productives que les lignées sensibles à l'accident.

L'aptitude à donner des pâtes jaunes et claires est devenue un caractère qualitatif important à cause de la généralisation des emballages transparents. La couleur globale peut être dissociée en deux indices : l'indice de jaune qui mesure la teneur des pâtes en pigments caroténoïdes et l'indice de brunissement dont il est malaisé de définir les composantes.

L'indice de jaune est un caractère variétal très stable et des différences très importantes existent entre les variétés. Par contre, l'indice de brunissement varie sous la double influence de la variété et des conditions de maturation. L'état de santé des grains influe beaucoup sur les valeurs de cet indice.

Il est intéressant de souligner l'absence de liaison entre les indices de couleur et le rendement. Mais, les relations hautement significatives et défavorables entre, d'une part, les indices de couleur et d'autre part, les caractères composant la résistance au mitadinage gênent énormément l'obtention de lignées résistantes au mitadinage et à couleur satisfaisante des pâtes. En particulier, la liaison presque complète et négative entre ténacité du gluten et indice de jaune entraîne la sélection soit de lignées résistantes au mitadinage et à couleur défectueuse des pâtes soit de lignées à pâtes jaunes et claires mais à grains souvent farineux.

Néanmoins, les caractères « grain riche en protéines peu tenaces » et « indices de couleur très intéressants » peuvent être réunis sur quelques lignées. Mais l'obtention de la vitrosité nécessite, dans ce cas, un grain à teneur très élevée en azote, d'où une alimentation azotée très copieuse ce qui oblige à pourvoir ces lignées d'une résistance très élevée à la verse. C'est la seule solution que nous entrevoyons au problème de l'amélioration des principales caractéristiques technologiques des variétés de Blé dur.

*Reçu pour publication en février 1970.*

## SUMMARY

### IMPROVEMENT IN THE QUALITY OF DURUM WHEAT VARIETIES

Quality is particularly important in durum wheat in view of the special market for this grain : the manufacture of semolina and macaroni.

In a consignment of healthy grain, the quality depends above all on the non-vitreous-kernel index and the ability to produce clear, yellowish pastes. The variety of wheat is the chief factor influencing these two characteristics.

The durum wheat varieties vary very much in their resistance to starchiness, but are normally more resistant than the present varieties of soft wheat. A resistant variety combines the following characteristics : grain normally rich in protein, vitreous texture due to a low albumen content in that ingredient, tough and elastic gluten. In any given variety yellow berry is under the twofold influence of the grain's nitrogen content and of its potential evapotranspiration during the phase of gluten formation.

The total colour of the paste can be divided into two separate indices : the yellow index, which is a very stable varietal characteristic, and the browning index which depends on the conditions under which the plant ripened as well as on the variety.

There is no relationship between the various characteristics involving productivity, regularity of yield, and the ability to produce clear, yellow paste or the resistance to starchiness.

On the other hand, an obstacle for creating new varieties possessing the two components of good quality is the very close negative relationship between the toughness of the gluten and the yellow index.


## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


ALAUSE J., 1969. *Disques de pâtes sèches utilisés dans l'étude des qualités visuelles des pâtes alimentaires* (à paraître).

BERG S. O., 1947. Is the degree of grittiness of wheat flour mainly a varietal character? *Cereal Chem.*, **24**, 274-283.

BERKE J. P., 1966. Contribution à l'étude du mitadinage. *Al Awania*, **18**, 31-67.

BRADEURY D. A., CULL Y., MACMASTER M. M., 1956. Structure of the mature wheat kernel. *Cereal Chem.*, **33**, 329-391.

BRAATEN M. O., LEBSOCK K. L., SIBBITT L. D., 1962. Intergeneration relations of physical properties of dough and carotenoid pigment content in durum wheat. *Crop Sci.*, **2**, 277-281.

BUIS R., DIEHL R., DUPUY M., 1963. Relation entre teneur en azote et mitadinage chez le Blé dur. *C. R. Acad. Sci.*, T 256, **16**, 3492-3494.

CLARK J. A., SMITH R. W., 1925. Inheritance in *Nodak* and *Kahla* durum wheat crosses for rust resistance, yield and quality at Dicklinson, North Dakota. *J. amer. Soc. Agron.*, **20**, 1097-1304.

COÏC Y., ALEXINSKI W., 1953. La fertilisation azotée semi-tardive et tardive du blé d'hiver. Action sur le taux d'azote du grain et sa qualité meunière. *C. R. Acad. Agric.*, **39**, 782-788.

COÏC Y., LEFEBVRE J. M., 1960. Variations du taux d'azote du grain de Blé : Relations avec la vitrosité des blés tendres et le mitadinage des blés durs. *C. R. Acad. Agric.*, **46**, 369-372.

CILLIS U. de ., 1942. La bianconatura dei grani duri. *Staz. Sper. Gran. Sicilia Catania.* Publ., **10**.

DAVIS W. H., MIDDLETON G. K., HEBERT T. T., 1961. Inheritance of protein, texture and yield in wheat. *Crop. Sci.*, **1**, 235-238.

DIONIGI A., 1962. Mitadinage des blés durs et les moyens agronomiques pour le combattre. *Genet. Agr.*, **15** (3-4), 263-287.

FEILLET P., 1965. Contribution à l'étude des protéines de blé. Influence des facteurs génétiques, agronomiques et technologiques. *Ann. Technol. agric.*, **14**, H.S., 1, 1-94.

GOULDEN C. H., GEDDER W. F., WHITESIDE A. G. O., 1934. A study of carotene content and other quality characters in a series of hybrid wheats. *Cereal Chem.*, **11**, 557-566.

GRIGNAC P., 1964. *Contribution à l'étude de* T. durum DESF. Thèse Fac. Sc. Toulouse, (221).

GRIGNAC P., 1965. Action de la fumure potassique sur le rendement et les qualités technologiques du blé dur. *La Potasse*, **328**, 181-183.

GRIGNAC P., 1967. Fumure azotée du Blé dur et mitadinage. *Bull. Engrais*, **497**, 57-62.

HAUNOLD A., JOHNSON V. A., SCHMIDT J. W., 1962. Genetic mesurements of protein in the grain of *Triticum aestivum* L. *Agron. J.*, **50**, 203-207.

IRVINE G. N., WINHLER C. A., 1950. Factors affecting the color of macaroni. *Cereal chem.*, **27**, 205-218.

IRVINE G. N., ANDERSON J. A., 1953. Variation in principal quality factors of durum wheats with a quality prediction test for wheat or semolina. *Cereal Chem.*, **30**, 334-342.

JONARD P., 1960. Étude des caractéristiques physiques du grain de blé tendre. *Ann. Amélior. Plantes* **10** (3), 237-273.

LAUMONT P., CUNIN G., 1956. Note sur les blés durs lavés. *Élevage et cultures* (90).

MANGELS C. E., 1952. Regional and seasonal variation in pigmentation of durum wheats. *Cereal Chem.*, **9**, 485-490.

MANUNTA C., 1946. Sul colore della farine. Studio comparato del contenuto in pigments della farine di varie razzi di *Triticum* coltivate in varie localita. *Genet. Agr.*, **1** (1), 19-34.

MATSUO R. R., IRVINE G. N., 1967. Macaroni browness. *Cereal Chem.*, **44** (1), 78-85.

MATWEEF M., 1963. Le mitadinage des Blés durs, son évaluation et son influence sur le rendement et la valeur des semoules. *Bull. anc. Élèves Éc. fr. Meunerie*, **198**, 299-306.

MATWEEF M., 1966. Influence du gluten des blés durs sur la valeur des pâtes alimentaires. *Bull. anc. Élèves Éc. fr. Meunerie*, **213**, 133-138.

MATWEEF M., ALAUSE J., 1967. Microtest des pâtes alimentaires appliqué à la sélection des blés durs. *Bull. anc. Élèves Éc. fr. Meunerie*, **217**, 11-18.

MIHLET Y., 1967. *Contribution expérimentale à l'étude du mitadinage de* Triticum durum DESF. *Thèse* Consevr. Arts Métiers., Paris.

MILNER M., SHELLENBERGER J. A., 1953. Physical properties of weathered wheat in relation to internal fissuring detected radiographically. *Cereal chem.*, **30**, 14-45.

O'BRIEN E. J., 1948. Bleached wheat. *J. Dept. Agric. Victoria*, **46**, 159-160.

PAQUET J., 1964. Phase d'évolution des matières protéiques dans le grain de blé tendre entre la fécondation et la maturité (semis d'automne). *Bull. anc. Élèves Éc. fr. Meunerie*, **187**, 21-28.

PERCIVAL J., 1922. *The wheat plant.* Duckworth and Co. Londres 1922.

REITZ L. P., 1957. Breeding wheat for quality. *Cereal Sci. Today.*, **11** (6), 148-151.

ROBERTS H. F., 1919. Yellow berry in hard winter wheat. *J. agric. Res.*, **18**, 155-169.

SALLANS B. J., SIMMONDS P. M., 1954. The influence and predisposing factors in the occurrence of yellow berry (starchiness) in wheat. *Canad. J. agric. Sci.*, **34**, 393-405.

SEGUELA J. M., VALDEYRON G., JACQUARD P., 1955. Le mitadinage des blés durs. Importance, causes et remèdes possibles. *C. R. Acad. Agric.*, **41**, 677-682.

SCHEHUBER A. M., ABBOTT D. C., JACKSON B. R., CURTIS B. C., 1966. Correlated inheritance of maturity and quality factors in a hard red winter wheat cross.

SHARP P. F., 1927. Density of wheat as influenced by freezing stage of development and moisture content. *Cereal Chem.*, **4**, 14-15.

VALDEYRON G., SEGUELA J. M., 1958. Étude bibliographique et expérimentale sur le mitadinage. *Ann. Amélior. Plantes.*, **3**, 291-328.

WHITESIDE A. G. O., 1931. A study of carotenoid pigments of wheat and flour with special reference to wheat varieties. *Canad. Dept. Agric. Bull.*, **154**.

WORZELLA W. W., CUTLER G. H., 1935. Carotenoid pigments in wheat with special reference to varieties and strains. *Cereal Chem.*, **12**, 708-713.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (2), 189-214.

# SUR L'OBTENTION DE MUTATIONS SOMATIQUES APRÈS TRAITEMENTS DE GRAINES DE PÉTUNIAS (1)

A. CORNU

*Station d'Amélioration des Plantes,*
*Centre de Recherches agronomiques de Dijon,*
*Institut national de la Recherche agronomique*

---

## RÉSUMÉ

Des graines de Pétunia, sèches ou prétrempées pendant des durées variables, issues de lignées homozygotes ou hétérozygotes pour des marqueurs floraux, sont traitées par deux agents mutagènes différents : le méthane sulfonate d'éthyle et les rayons $\gamma$.

L'observation sur les plantes $M_1$, issues des graines traitées, de mutations somatiques affectant le fonctionnement de l'appareil chlorophyllien ou de la synthèse anthocyanique dans les fleurs, permet de dégager les conclusions suivantes, quant aux conditions optimales d'apparition de ces mutations et aux modes d'action des agents mutagènes utilisés :

1° Les fréquences d'apparition des mutations somatiques sont sensiblement proportionnelles aux doses appliquées. Le taux de mutations chlorophylliennes, apprécié sur les plantules $M_1$, peut être considéré comme un indicateur précis et rapide de l'activité mutagénique d'un traitement.

2° Le prétrempage des graines, quelle qu'en soit la durée (comprise entre 4 et 48 h), accroît considérablement l'efficacité mutagène des rayons $\gamma$, mais ne modifie pas celle du M. S. E.

3° L'estimation de l'efficience des traitements, au moyen de coefficients traduisant leurs effets toxiques et mutagéniques, permet de dégager une notion de dose optimale, en fonction des buts poursuivis. En ce qui concerne les graines de Pétunia, le traitement optimal paraît être l'application d'une dose de 6 kR de rayons $\gamma$ sur des graines prétrempées pendant 16 heures.

4° Des différences importantes sont notées entre les effets des rayons $\gamma$ et ceux du M. S. E. Sur lignées homozygotes, celui-ci peut produire de nombreuses mutations somatiques, tant chlorophylliennes que florales, de phénotypes variés, qui n'apparaissent pas ou très peu souvent à la suite d'irradiation $\gamma$. Sur matériel hétérozygote, la gamme de mutations somatiques induites par le M. S. E. est également beaucoup plus importante que pour les rayons $\gamma$. Certains phénotypes mutants induits par le M. S. E. apparaissent aussi bien sur matériel homozygote que sur matériel hétérozygote. Par contre, les deux agents mutagènes ont des efficacités sensiblement équivalentes au niveau des loci des gènes marqueurs A, B et $P_1$.

5° Les mutations somatiques obtenues sont sous forme de chimère péricline ou méricline. L'isolement par bouturage conduit à des chimères périclines stables. Les mutations chlorophylliennes isolées sont généralement portées par l'assise sous-épidermique ($t_2$) et transmissibles à la génération ultérieure. Les mutations florales, par contre, affectent uniquement l'assise épidermique ($t_1$) et ne sont pas transmissibles par voie sexuée ; des techniques de culture *in vitro*, permettant l'obtention de bourgeons à partir de la seule assise épidermique mutée sont à l'étude, en vue d'obtenir des mutants génétiquement analysables.

6° Des hypothèses sont formulées quant à la valeur de ces mutations somatiques, spécialement celles qui sont induites par la M. S. E. Il apparaît que certaines d'entre elles ont pour origine une modification cytoplasmique héréditaire.

(1) Article principal d'une thèse soutenue devant la Faculté des Sciences de Dijon le 19 juin 1970.

## INTRODUCTION

Lorsqu'une graine, traitée par un agent mutagène, donne naissance à une plante en chimère, composée de tissus « mutés » et de tissus non mutés, il peut s'agir d'une chimère visible, c'est-à-dire présentant deux aspects morphologiquement différents, ou d'une chimère non visible.

Ce dernier cas est celui des mutations récessives dans un organisme homozygote. Elles ne sont décelables que dans la génération ultérieure ($M_2$) et à deux conditions :

1° il faut qu'elles intéressent l'assise sous-épidermique, qui fournit le tissu sporogène ;

2° il faut que l'autofécondation soit possible.

Par contre, les mutations somatiques, qui ont des effets visibles en $M_1$, et qui nous intéressent ici, peuvent avoir différentes origines.

1° Il peut s'agir d'une plante hétérozygote au locus concerné par la mutation : alors une mutation récessive ou une délétion à cet endroit entraîne une modification du phénotype, si les fonctions relatives à ce locus entrent normalement en jeu lors de la différenciation des tissus mutés. De telles mutations ont été obtenues sur différentes plantes : ex. le maïs (Steffensen, 1968), ou l'Œillet Chabaud (Dommergues *et al.*, 1966).

2° Mais s'il s'agit d'une plante réputée homozygote, la mutation somatique devient plus difficilement explicable. La plupart des mutations somatiques observées dans ces conditions correspondent à des déficiences chlorophylliennes, que les auteurs attribuent à des réarrangements chromosomiques (Kaplan, 1954 ; Zacharias et Ehrenberg, 1962 ; Sybenga, 1963) ou à des mutations dominantes (Sarytchev, 1967). Plus récemment, Dulieu (1967) a montré que de telles déficiences induites chez le Tabac par le M. S. E. peuvent être d'origine extranucléaire.

Des modifications induites en $M_1$ portant sur autre chose que l'appareil chlorophyllien ont été rarement signalées : Dommergues (1962) note, après traitement de graines de laitues, l'apparition de secteurs moins ou plus renforcés en anthocyanes dans les feuilles des plantes $M_1$.

Au cours d'essais de doses d'agents mutagènes, effectués sur Pétunia (Cornu, 1968), nous avions observé de nombreuses mutations somatiques portant non seulement sur l'appareil chlorophyllien, mais aussi sur bien d'autres caractères morphologiques, tels que la coloration des fleurs, et ceci plus spécialement après traitements chimiques (M. S. E. en particulier).

Dans le but de vérifier ces phénomènes et d'en fournir une explication, nous avons entrepris une série de recherches, dont les résultats font l'objet du présent article, et qui visent à déterminer : 1° les conditions optimales d'obtention de telles mutations somatiques ; 2° les types de mutations somatiques que l'on peut obtenir dans ces différentes conditions ; 3° s'il existe vraiment une action spécifique de certains agents mutagènes à cet égard.

Cette première série de travaux n'avait pas pour but l'explication génétique des phénomènes observés ; cette étude génétique est en cours ; nous emploierons néan-

moins le terme de mutation dans la mesure où elle correspondra à un phénotype nettement différent du phénotype normal, aux contours bien délimités, et se maintenant semblable à lui-même par multiplication végétative.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 1. *Matériel végétal*

a) *Morphologie et développement.*

La structure de la graine de Pétunia est voisine de celle de la graine de Tabac étudiée par DULIEU (1965). Dans la graine sèche ou récemment imbibée (depuis moins de 3 jours environ), l'épicotyle, qui est à l'origine de la partie aérienne de la plante (hormis les cotylédons) est constitué d'un petit massif en forme de cône aplati, renfermant 25 à 40 cellules distinguables par leurs noyaux plus volumineux (fig. 1). A partir du 3e jour de trempage à 20-25°C, les mitoses commencent ; au bout d'une dizaine de jours, les 2 premières feuilles $F_1$ et $F_2$ sont formées aux dépens d'une bonne partie de l'apex initial de sorte qu'il ne subsiste entre ces deux ébauches qu'une étroite bande dont presque tout le matériel cellulaire sera à l'origine des feuilles $F_3$ et $F_4$. On peut considérer alors qu'environ 95 p. 100 du matériel cellulaire de l'épicotyle a servi à édifier les quatre premières feuilles. Par la suite, les feuilles sont initiées d'une manière alterne ; en conditions photopériodiques favorables, la première fleur apparaît à un niveau qui se situe entre $F_{15}$ et $F_{20}$; elle est axiale et emporte une partie importante de l'apex floral ; la fleur suivante résulte de l'apparition anticipée d'un bourgeon en contact avec le méristème terminal et la deuxième feuille végétative ; ce bourgeon évolue de telle façon qu'il crée presque simultanément deux primordiums foliaires, un primordium floral et une masse indifférenciée qui subira à son tour la même évolution pour faire apparaître la troisième fleur, etc. Les modalités précises de cette construction inflorescentielle seront précisées par ailleurs. L'inflorescence globale qui en résulte est du type « cyme » unipare scorpioïde. En culture normale, les bourgeons latéraux formés à l'aisselle des 15 ou 20 premières feuilles (sauf souvent les deux premiers), se développent en rameaux latéraux portant leur première fleur après une dizaine de feuilles en moyenne, et se terminant aussi par une inflorescence en cyme unipare.

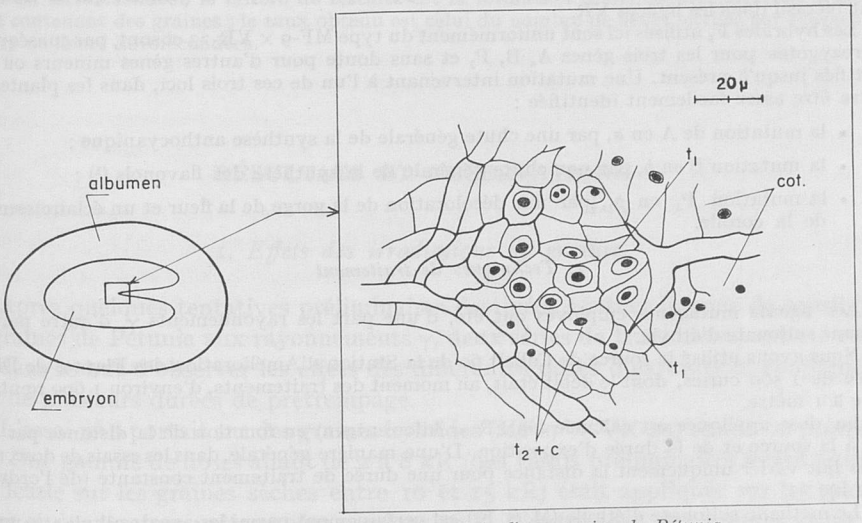



FIG. 1. — *Coupe longitudinale axiale d'une graine de Pétunia.*
*A gauche : coupe schématique de la graine*
*A droite : dessin de l'épicotyle exécuté au moyen d'une chambre claire*

$t_1$ = cellules à l'origine de l'assise tunicale $t_1$
$t_2 + C$ = cellules à l'origine de l'assise $t_2$ et du corpus
cot = cellules cotylédonaires

La fleur de *Petunia hybrida*, pentamère, est généralement autoféconde après intervention manuelle et fournit à partir de près d'un millier d'ovules en placentation axile 200 à 500 graines mûres un mois après la fécondation.

b) *Matériel génétique utilisé.*

Nous avons repris les expériences préliminaires (CORNU, 1968) faites sur Pétunia, en utilisant des lignées autofécondées homogènes dans leurs caractères floraux et végétatifs, et des hybrides $F_1$ obtenus à partir de ces lignées.

Les lignées utilisées dans le présent travail ont été obtenues à partir des variétés commerciales « Velours Rouge » et « Moonstone ». Les lignées sont les suivantes :

- VR-23, issue de « Velours Rouge », a de grandes fleurs pourpres, à gorge très colorée, du pollen vert, un port étalé.
- VR-12, issue de « Velours Rouge », a des fleurs pourpres de taille moyenne, à gorge colorée, du pollen jaune, un port dressé.
- MF-9, issue de « Moonstone », a des fleurs blanches, à gorge jaune, à pollen jaune.

L'analyse génétique et chromatographique des pigments floraux de ces lignées a été faite et fera l'objet, avec d'autres résultats, d'une note ultérieure. Nous en résumerons ici l'essentiel, indispensable à l'exposé des résultats de ces expériences de mutagenèse.

Les deux lignées VR contiennent dans leurs fleurs des pigments authocyaniques en grande quantité, dont le principal est le pétunidol, qui existe ici sous la forme d'un diglucoside acylé par l'acide para-coumarique. Cette production d'anthocyane est sous la dépendance de 3 gènes principaux A, R, $P_1$ dont les rôles sont bien précis.

A : a une action très marquée sur la quantité d'anthocyane synthétisée dans la corolle. En présence de *aa*, la fleur est très peu colorée.

R : conditionne la méthylation et l'acylation des anthocyanes. Sa présence est nécessaire au fonctionnement normal de $P_1$.

$P_1$ : est à l'origine de la synthèse du pétunidol à la fois dans la corolle et la gorge de la fleur.

Les deux lignées VR-12 et VR-23 sont homozygotes pour ces 3 gènes, à l'état dominant, alors que MF-9 est homozygote double récessive pour les gènes A et $P_1$ et homozygote dominante pour R. Cependant, cette lignée à fleur blanche, qui ne contient pas d'anthocyane, renferme beaucoup de flavonols, dont la présence est favorisée principalement par le gène B, qui se trouve à l'état récessif dans les lignées VR.

Les hybrides $F_1$ utilisés ici sont uniformément du type MF-9 × VR-23 et sont, par conséquent, hétérozygotes pour les trois gènes A, B, $P_1$ et sans doute pour d'autres gènes mineurs ou non identifiés jusqu'à présent. Une mutation intervenant à l'un de ces trois loci, dans les plantes $F_1$, pourra être assez facilement identifiée :

- la mutation de A en *a*, par une chute générale de la synthèse anthocyanique ;
- la mutation B en *b*, par une chute générale de la synthèse des flavonols (1) ;
- la mutation $P_1$ en $p_1$, par une décoloration de la gorge de la fleur et un éclaircissement de la corolle.

### 2. *Techniques de traitement*

Les agents mutagènes employés ont été, d'une part les rayonnements $\gamma$, d'autre part, le méthane sulfonate d'éthyle.

Nous avons utilisé la source de Cobalt 60 de la Station d'Amélioration des Plantes de Dijon, source de 1 560 curies, dont le débit était, au moment des traitements, d'environ 1 600 rœntgen/heure à 1 mètre.

La dose appliquée est calculée (en kR = kilorœntgen) en fonction de la distance par rapport à la source et de la durée d'exposition. D'une manière générale, dans les essais de dose, nous avons fait varier uniquement la distance pour une durée de traitement constante (de l'ordre de 1 à 2 h).

Le méthane sulfonate d'éthyle (M. S. E.) est certainement parmi les agents alkylants, un des plus efficaces sur les plantes supérieures (HESLOT *et al.*, 1959). Les traitements ont été faits par

(1) Ce fait biochimique se traduit par un changement de coloration, les flavonols jouant le rôle de co-pigment en présence d'anthocyane.

immersion des graines, contenues dans un sachet de toile perméable, dans des solutions aqueuses de M. S. E. préparées juste avant l'emploi. Tous les traitements ont été faits à 24° ± 1°C, pendant environ 16 h, et à l'obscurité. Après le traitement, les sachets contenant les graines sont rincés à grande eau, et les graines récupérées semées immédiatement après, soit sur Silicogel, en boîte de Petri (FRIEDBERG et TOUZARD, 1957), lorsque seul le test « pouvoir germinatif » était envisagé, soit en terrine, en prélevant les graines agitées dans l'eau, au moyen d'une pipette.

L'humidification des graines, antérieure aux traitements mutagènes, (pré-trempage) a été faite dans l'eau permutée à 24°C, toujours dans les sachets de toile perméable et pendant des durées variables, les sachets de graines étant essorés soigneusement avant le traitement mutagène sur papier-filtre.

### 3. *Critères employés*

Pour mesurer l'efficacité des traitements sur les plantes $M_1$, quatre critères principaux ont été utilisés.

Pouvoir germinatif : estimé par le pourcentage de graines germées (ayant développé une plantule avec ses cotylédons), par rapport au nombre de graines semées. Ce nombre est apprécié directement en cas de semis sur Silicogel, ou d'après le poids de graines (et le poids moyen de 100 graines) semées sur terrines.

Taux de mutations chlorophylliennes : il est apprécié sur les plantules avant le deuxième repiquage ; tout secteur différent de la normale et nettement délimité est considéré comme l'effet d'une mutation, même s'il n'a été vu que sur une des douze premières feuilles. Le taux obtenu est égal au rapport du nombre de secteurs chlorophylliens reconnus au nombre total de plantes observées.

Taux de mutations florales : il est apprécié sur les plantes adultes, cultivées en serre, dans des conditions telles que puissent s'exprimer la plus grande partie des bourgeons latéraux. Les chimères florales dénombrées peuvent se présenter soit sous forme de secteurs bien délimités dans les premières fleurs de la tige principale ou des rameaux secondaires, soit sous forme de chimères immédiatement périclines (le plus souvent dans des branches latérales) ; leurs degrés de parenté ou de filiation sont estimés par leur répartition morphologique. Le taux obtenu est ici aussi égal au rapport de mutations florales reconnues indépendantes au nombre total de plantes observées (c'est-à-dire survivantes à l'état adulte après le traitement).

Taux de stérilité : il s'agit en fait de l'autostérilité induite par le traitement mutagène. Parmi les plantes adultes, un certain nombre d'individus sont tirés au hasard, et une fleur par plante est autofécondée ; le critère de fertilité est la formation d'une capsule arrivant à maturité et contenant des graines ; le taux obtenu est celui du nombre de fleurs fertiles par rapport au nombre de fleurs autofécondées.

## RÉSULTATS ET OBSERVATIONS

### 1. *Effets des irradiations de graines*

Après quelques tentatives préliminaires destinées à situer la zone de sensibilité des graines de Pétunia aux rayonnements $\gamma$, deux séries de traitements ont été réalisées dans le but d'observer les effets des différentes doses d'exposition, conjugués à ceux de plusieurs durées de prétrempage.

L'essai n° 6 portait sur des graines hybrides (MF-9 × VR-23) sèches ou prétrempées. Une gamme de doses allant de 2 à 8 kR (des essais préliminaires ayant situé la dose létale sur les graines sèches entre 10 et 15 kR) était appliquée sur les graines sèches et des graines prétrempées pendant 16 h. D'autre part, des graines ayant été prétrempées pendant des durées variant de 0 à 40 h, recevaient une dose de 4 kR. Les plantes issues de ces graines ont été cultivées jusqu'à maturité des capsules, et les observations ont porté sur les quatre critères principaux mentionnés plus haut (résultats tabl. 1).

L'essai n° 11 portait sur des graines des lignées VR-12 et VR-23, sèches, ou prétrempées pendant 16 h. Deux doses ont été appliquées : 4 et 8 kR. Ont été mesurés dans cet essai les taux de germination, d'apparition de mutants chlorophylliens et floraux (résultats tabl. 2).

TABLEAU I

*Traitement γ. Hybride MF-9 × VR-23*

(Essai n° 6)

| Traitements | | Pouvoir germinatif (%) | Mutants chlorophylliens (%) | Mutants floraux (%) | Autofertilité (%) |
|---|---|---|---|---|---|
| Prétrempage (heures) | Doses d'exposition (kR) | | | | |
| 0 | 0 | 73 | 0 | 0 | 92 |
| 0 | 2 | 77 | 0 | 0 | 85 |
| 0 | 4 | 69 | 2,5 | 0,4 | 94 |
| 0 | 6 | 75 | 3,3 | 0,8 | 83 |
| 0 | 8 | 72 | 11,2 | 1,2 | 87 |
| 16 | 2 | 62 | 2,7 | 0,8 | 81 |
| 16 | 4 | 69 | 15,4 | 3,7 | 88 |
| 16 | 6 | 67 | 24,5 | 7,3 | 94 |
| 16 | 8 | 15 | 40 (1) | 6,6 (1) | 88 |
| 0 | 4 | 69 | 2,5 | 0,4 | 94 |
| 8 | 4 | 72 | 14,6 | 5,4 | 81 |
| 16 | 4 | 69 | 15,4 | 3,7 | 88 |
| 24 | 4 | 74 | 8,7 | 2,5 | 86 |
| 48 | 4 | 76 | 12,1 | 4,6 | 80 |

(1) Les plantes subsistant après ce traitement ont généralement un développement anormal de sorte que les taux donnés dans ce cas n'ont qu'une valeur approximative.

1. 1. *Effets sur la germination. Recherches des doses optimales.*

L'application des doses croissantes jusqu'à 8 kR sur les graines sèches ne provoque aucune diminution du pouvoir germinatif de l'hybride (essai n° 6) et des lignées VR (essai n° 11) ; bien mieux, on observe pour ces dernières une levée meilleure que celle des témoins, spécialement pour la dose moyenne de 4 kR (tabl. 2). Par contre, le prétrempage rend les graines de l'hybride MF-9 × VR-23 et de la lignée VR-12 plus sensibles aux rayonnement γ à partir de la dose de 8 kR (tabl. 1) ; les graines de VR-23 semblent beaucoup plus résistantes, la dose létale pour celles-ci se situant au-dessus de 8 kR, dans une zone qui n'a pas été explorée.

Les différentes durées de prétrempage n'ont pas d'effet très net sur la germination des graines hybrides irradiées à la dose de 4 kR (tabl. 1) ; le pouvoir germinatif des graines irradiées après 48 h de trempage par exemple (période où l'on commence à observer les premières mitoses) n'est aucunement diminué par rapport au témoin et aux autres traitements.

En conclusion, la dose optimale sera donc différente d'une part suivant le matériel employé (une seule dose ne sera pas valable pour toute l'espèce, puisque deux lignées

de même origine, VR-12 et VR-23, manifestent déjà de nettes différences de sensibilité), d'autre part, suivant qu'on utilise des graines sèches ou des graines prétrempées, la dose optimale pour celles-ci étant toujours très inférieure à celle qu'on devra utiliser pour des graines sèches.

1. 2. *Réactions somatiques chlorophylliennes.*

Les déficiences chlorophylliennes observées sur les plantules après irradiation des graines, se présentent dans les dix premières feuilles sous forme de secteurs d'un vert plus pâle que le vert normal ; on les observe plus fréquemment sur les trois premières feuilles que sur les suivantes. Le développement de ces secteurs mutés est en général limité, mais quelques-uns placés favorablement dans le méristème apical restent présents lors de la construction des feuilles et des bourgeons supérieurs et peuvent donner naissance à une chimère péricline soit en position apicale, si les tissus mutés occupent le sommet de l'apex jusqu'au moment de la floraison, soit en position latérale dans un ou plusieurs bourgeons. Les chimères ainsi obtenues, récupérées par bouturage, sont souvent instables, du fait de l'existence d'une compétition entre les tissus verts non mutés et les tissus mutés ; dans le cas (le plus fréquent) d'une chimère péricline composée d'une assise $t_2$ mutée et d'une assise épidermique et d'un corpus normaux, on voit souvent des marges foliaires vertes d'origine épidermique envahir progressivement les zones sous-épidermiques précédemment occupées par les tissus mutés. Par ailleurs, les phénotypes de ces déficiences chlorophylliennes paraissent peu variés, restant cantonnés dans les verts glauques ou les verts pâles ; on n'observe en particulier jamais de déficience de types Xantha ou Albina, quelle que soit la dose ou le mode de traitement employé.

L'influence de la dose est très marquée sur la fréquence d'apparition de tels secteurs qu'il s'agisse de graines sèches ou de graines prétrempées ; on peut atteindre ainsi pour les graines prétrempées des fréquences de l'ordre de 25 p. 100 (tabl. 1).

L'influence du prétrempage est très forte (fig. 3) ; on voit que, par exemple, pour les doses de 4 à 6 kR, la fréquence d'apparition des déficiences chlorophylliennes est multipliée par 7 en ce qui concerne l'hybride MF-9 × VR-23 (tabl. 1). Il y a par contre peu de différence dans les effets du traitement après diverses durées de prétrempage (fig. 2) ; dans tous les cas, la réponse au traitement est très supérieure à celle obtenue à partir de graines sèches ; on note cependant une certaine baisse de fréquence de mutations après 24 heures de trempage.

L'état hétérozygote favorise nettement l'expression de ces mutants somatiques chlorophylliens ; le même traitement de 4 kR après 16 h de prétrempage par exemple, est à l'origine de cinq fois plus de secteurs déficients chez l'hybride que chez la lignée VR-23, qui est pourtant l'un des deux parents de l'hybride utilisé (tabl. 2).

1. 3. *Réactions somatiques florales.*

*1. 31. Hybride MF-9 × VR-23.*

*1. 311. Les secteurs mutés. Description et importance.*

Le nombre total des secteurs mutés observés a été de 67 pour l'ensemble des traitements de l'essai n° 6, pour un total de 2 900 plantes adultes. La très grande majorité de ces mutations portaient sur la coloration de la fleur, mais on a observé quelques modifications de la morphologie florale ; d'autre part, les fleurs mutées sont assez souvent plus petites que les fleurs témoins. On a pu reconnaître, parmi ces

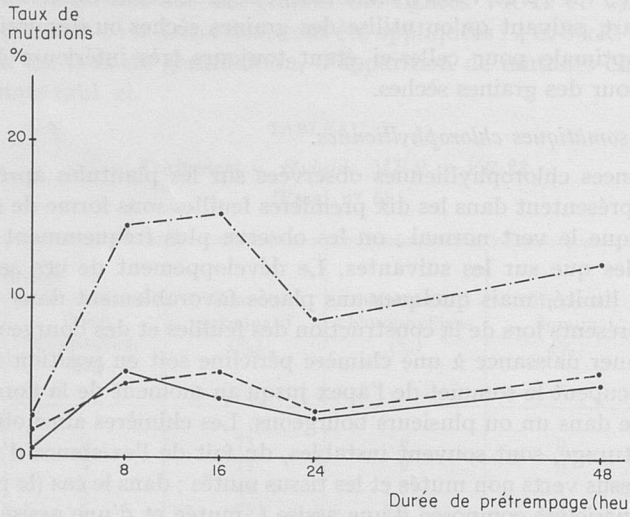



FIG. 2. — *Taux de mutations somatiques obtenues en fonction de la durée de prétrempage* (essai 6 : Hybride MF-9 × VR-23. Dose = 4 kR).

— · — · — { mutations chlorophylliennes comptées sur plantules
— — — — { mutations chlorophylliennes observées sur plantes adultes
———— mutations florales

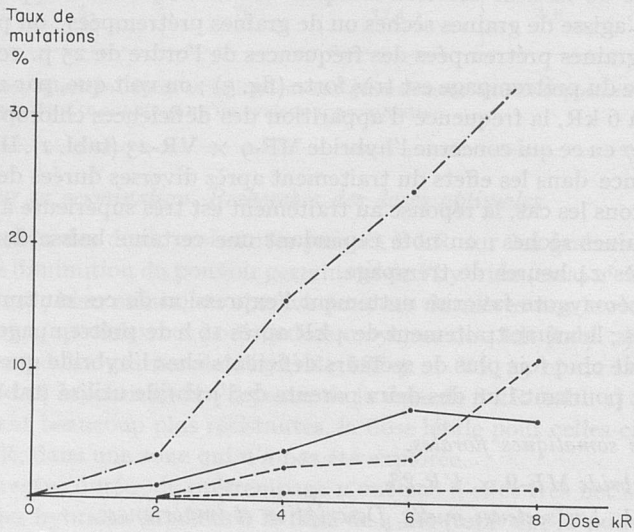



FIG. 3. — *Taux de mutations somatiques obtenues en fonction de la dose appliquée* (essai 6 : Hybride MF-9 × VR-23)

— · — · — mutations chlorophylliennes (graines prétrempées 16 h)
— — — — mutations chlorophylliennes (graines sèches)
———— mutations florales (graines prétrempées 16 h)
- - - - - - - - mutations florales (graines sèches)

mutants, des phénotypes identiques à ceux que l'on sait correspondre aux formules génétiques *aa* B*b* $P_1p_1$, A*a* *bb* $P_1p_1$ et A*a* B*b* $p_1p_1$ ; de tels mutants facilement repérables par la coloration de la corolle ou de la gorge, ou au moyen d'analyses chromatographiques, peuvent s'interpréter sans grand risque d'erreur comme le résultat de mutations intervenues aux loci A, B et $P_1$ respectivement (1). On a dénombré ainsi 21 mutations au locus A, 6 au locus B, 9 au locus $P_1$ ; puis 15 mutants plus clairs que le phénotype normal, et non imputables aux trois loci précédents, et enfin 16 mutants s'exprimant par des stries radiales, alternativement foncées ou claires.

Quelques mutations (environ 10 p. 100) n'ont été observées qu'en secteur, plus ou moins large, généralement sur la première fleur axiale, et n'ont pas trouvé ensuite l'occasion de s'exprimer dans d'autres fleurs.

*1.312. Influence de la dose appliquée.*

Le taux de mutations florales, évalué en pourcentage du nombre de plantes adultes observées (fig. 3) est nettement fonction de la dose ; sur les graines sèches, l'augmentation du taux est lente, mais continue, tout en restant à un niveau peu élevé, tout au moins jusqu'à 8 kR ; sur les graines prétrempées, l'augmentation de ce taux est très rapide et semble atteindre un palier à partir de 6 kR, contrairement à ce qui paraît se produire pour les déficiences chlorophylliennes. Il est à noter, de plus, que l'autofertilité de l'hybride n'est pratiquement pas affectée par les doses les plus fortes et les plus mutagènes (tabl. 1).

TABLEAU 2

*Essai 11. Traitements* γ

Lignées VR-12 et VR-23

| Traitements | | Pouvoir germinatif (%) (2) | | Taux de mutations chlorophylliennes (3) | | Taux de mutations florales | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Durées de prétrempage (heures) | Doses d'exposition (kR) | VR-12 | VR-23 | VR-12 | VR-23 | VR-12 | VR-23 |
| 0 | 0 | 59 | 34 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 4 | 75 | 39 | 0 | 0,3 | 0,3 | 1,6 |
| 0 | 8 | 69 | 36 | 1,0 | 2,1 | 0,3 | 2,7 |
| 16 | 4 | 64 | 33 | 1,0 | 3,1 | 0 | 3,6 |
| 16 | 8 | 1 | 32 | — (1) | 10,1 | — (1) | 1,7 |

(1) Ce traitement étant pratiquement létal pour la lignée VR-12, on ne dispose d'aucune donnée sur les taux de mutations.

(2) Pouvoir germinatif estimé d'après la levée des graines semées en terrines.

(3) Taux de mutations chlorophylliennes estimé par l'observation des secteurs déficients sur les plantules.

(1) La preuve génétique de ces mutations ne peut être apportée dans le cadre de cet article. Les moyens d'y accéder sont indiqués plus loin (point 6 de la discussion) ; les résultats seront indiqués dans une note ultérieure.

*1.313. Influence du prétrempage des graines.*

L'influence du prétrempage est ici aussi nette qu'à propos des mutations chlorophylliennes ; le taux de mutations florales, pour un prétrempage de 16 h, passe de 0,4 p. 100 à 3,7 p. 100 pour une irradiation de 4 kR, et de 0,8 à 7,3 p. 100 pour 6 kR (tabl. 1). La durée de prétrempage semble avoir assez peu d'importance ; dans tous les cas, on a un taux de mutations supérieur à celui obtenu sur les graines sèches ; on constate, comme pour les mutations chlorophylliennes, une légère chute de fréquence pour 24 heures de prétrempage (fig. 2).

*1.32. Lignées VR-12 et VR-23.*

Les mutations florales repérables en $M_1$ après irradiations de graines sont rares (tabl. 2). Après traitement de la lignée VR-23 sur laquelle les rayons $\gamma$ paraissent plus efficaces que pour VR-12 (contrairement à ce qui se passe au niveau de la germination), on a observé quelques secteurs légèrement plus clairs et des striations. L'influence de la dose et du prétrempage se font peu sentir sur le taux de chimères, lequel est, de toute façon relativement bas.

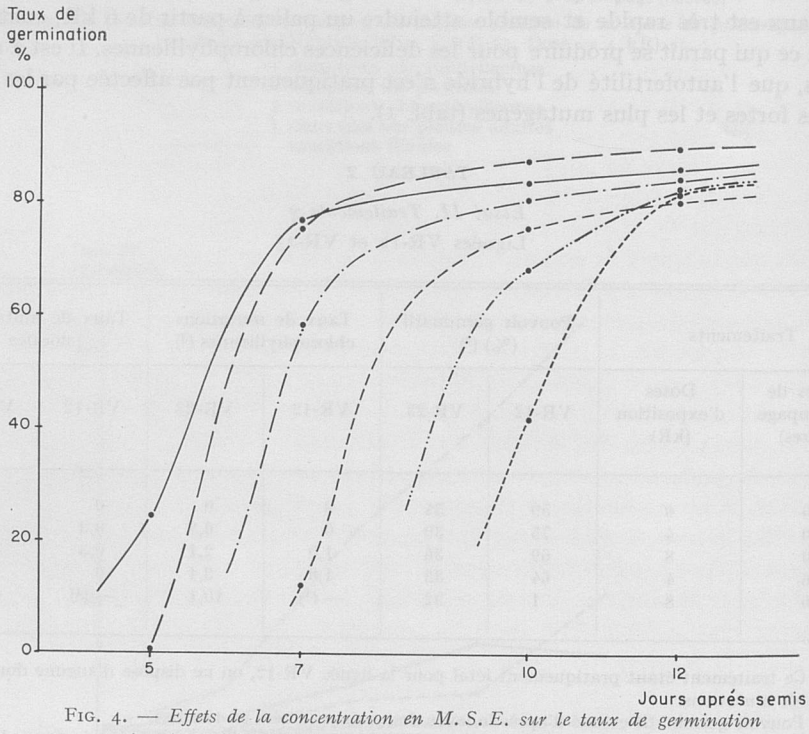



FIG. 4. — *Effets de la concentration en M. S. E. sur le taux de germination* (essai 2 : Lignée VR-12. Graines sèches. Semis sur silicogel).

———— témoin (eau permutée)
— — — — — 3 p. 1 000
· — · — · — 4 p. 1 000
- - - - - - - - - - 5 p. 1 000
— ·· — ·· — 6 p. 1 000
· · · · · · · · · 7 p. 1 000

2. *Effets des traitements chimiques* (M. S. E.)

Les premiers essais avaient pour but de déterminer les doses de M. S. E. à employer et en premier lieu les effets sur le pouvoir germinatif. C'est le cas en particulier pour l'essai n° 2, où l'on a testé le pouvoir germinatif des graines sur Silicogel, après avoir appliqué sur les graines sèches de la lignées VR-12, des solutions de plus en plus concentrées allant de 3 à 7 p. 1 000 (fig. 4).

Dans l'essai n° 4, on étudie plus spécialement les effets du prétrempage avant le traitement ; la dose appliquée est partout de 4 p. 1 000 ; les graines utilisées sont celles de la lignée VR-23, sur lesquelles on applique des prétrempages de durées variées, de 4 à 36 h ; un témoin non prétrempé et traité, et un témoin non traité étaient prévus. Parallèlement, nous avons utilisé un hybride $F_1$ obtenu à partir de la même lignée VR-23 pour tester sa sensibilité comparée à celle de la lignée, en conditions de prétrempage ou non. La faculté germinative a été mesurée après semis en terrine, et le test « mutations chlorophylliennes » observé sur les plantules jusqu'à la dixième feuille (tabl. 4).

L'essai n° 5 est un essai complet, où l'on a mesuré l'effet de doses croissantes de M. S. E. (2 à 5 p. 1 000) sur les graines sèches de la lignée VR-23. On a noté le taux de survie (pourcentage de plantes arrivées à l'état adulte par rapport au nombre de plantules obtenues après germination), le taux de mutants chlorophylliens et de mutants floraux, les « mutants morphologiques » (modification de la morphologie de l'appareil végétatif et floral, et se présentant sous forme de chimère nettement définie) et le pourcentage de plantes autofertiles (tabl. 3).

Enfin, dans l'essai n° 12, plus spécialement destiné à l'étude des différents types de mutations florales, deux doses (4 à 5 p. 1 000) ont été appliquées sur des graines sèches ou prétrempées (pendant 19 h) de l'hybride MF-9 × VR-23 (tabl. 5).

2.1. *Effets sur la germination.*

Les résultats des essais de doses sur graines sèches (essai n° 2) sont résumés dans la figure 4, où l'on a indiqué le pourcentage de graines germées en fonction du temps écoulé depuis le semis. On voit très nettement que le pouvoir germinatif final n'est pas modifié par les plus fortes doses, et que seule la lenteur de la germination est en cause : plus la dose appliquée est forte, plus la germination est lente. Cependant, quand on prolonge l'expérience, dans des conditions de culture normale, en terrines, on s'aperçoit que la toxicité résultant du traitement se fait sentir plus ou moins tard, et un certain nombre de plantules meurent à différents stades avant l'âge adulte ; le taux de survie, mesuré par le nombre de plantes survivantes par rapport au nombre de plantules obtenues après germination (tabl. 3) est alors inversement proportionnel à la dose appliquée.

Les effets du prétrempage ne sont pas très nets sur le pouvoir germinatif des graines traitées (tabl. 4). Il ne semble pas y avoir de différence significative entre les graines sèches et les graines prétrempées, pour l'hybride MF 15 × VR 23, où les résultats ne sont pas différents du témoin non traité. En ce qui concerne la lignée VR-23, les graines sèches et celles peu humidifiées (4 h) semblent moins bien germer que le témoin ; les autres traitements donnent des résultats voisins de ceux du témoin.

2.2. *Réactions somatiques chlorophylliennes.*

Elles sont particulièrement nombreuses et de phénotypes variés. Ceux-ci comportent tous les intermédiaires entre l'albinos complet et le vert normal, en passant

par différents types « Xantha », « Viridis » ou vert glauque. Les mutants albinos représentent 2 à 4 p. 100 du total des mutants chlorophylliens ; les autres mutants correspondent tous à des déficiences plus ou moins importantes dans le fonctionnement de l'appareil chlorophyllien, et ils ont en général une vigueur inférieure à celles des témoins verts. Les mutants sont isolés par bouturage, presque tous sous forme de chimère péricline, la mutation affectant la couche sous-épidermique et quelquefois les tissus provenant du corpus ; les mutants affectant la couche épidermique ne sont pas généralement repérables. Le mode d'apparition de ces mutations chlorophylliennes est sensiblement le même que celui déjà exposé des déficiences chlorophylliennes obtenues après irradiation ; la loi de fréquence d'apparition est la même, à savoir qu'elle est en gros inversement proportionnelle au numéro d'ordre de la feuille.

Le taux de mutants somatiques est évalué de la même manière que précédemment, d'après le nombre de secteurs nouveaux apparaissant sur les feuilles des plantules. Ce taux est directement fonction de la dose appliquée (tabl. 3) ; à partir de 5 p. 1 000, l'organisation ontogénique de la plantule est très bouleversée et il devient très difficile de faire des comptages précis ; cependant, on peut dire que pratiquement toutes les plantules issues de ce traitement comportent un ou plusieurs secteurs déficients.

TABLEAU 3

*Traitement M. S. E. sur graines sèches*

Lignée VR-23. Essai 5

| Concentration p. 1 000 en M.S.E. | Total plantes observées | Taux de survie (1) (%) | Mutants chlorophylliens (2) (%) | Mutants floraux (%) | Mutants morpholc-giques (%) | Auto-fertilité (%) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Témoin | 160 | 94 | 0 | 0 | 0 | 73 |
| 2 | 511 | 83 | 17,4 | 3,7 | 0,4 | 46,9 |
| 3 | 415 | 77 | 31,5 | 7,2 | 1,2 | 17,0 |
| 4 | 469 | 76 | 39,3 | 10,9 | 1,5 | 4,2 |
| 5 | 382 | 62 | 100 (3) | 11,0 | 3,9 | 0 |

(1) Nombres de plantes adultes obtenues pour 100 graines germées.
(2) Taux apprécié sur plantules.
(3) Presque toutes les plantules présentent un ou plusieurs secteurs déficients.

On a essayé (tabl. 4) d'évaluer les effets de prétrempage sur ces réactions somatiques chlorophylliennes : en fait, on constate qu'il n'y a pratiquement aucune différence dans l'efficacité du traitement, qu'il soit précédé ou non d'un trempage plus ou moins long. On remarquera que l'hybride MF-15 × VR-23, est légèrement plus sensible, de ce point de vue, que la lignée VR 23, à l'action du M. S. E., puisque près de la moitié des plantes portent des mutations chlorophylliennes.

2.3. *Réactions somatiques florales.*

*2.3.1 — Lignée VR-23.*

Le traitement des graines par le M. S. E. est à l'origine de nombreuses mutations somatiques qui affectent la pigmentation ou la morphologie de la fleur. L'étendue du

secteur muté est très variable : il peut se limiter à une partie d'une fleur (généralement la première sur la branche apicale ou quelquefois sur une branche latérale) sous la forme d'un secteur radiaire ; si la chimère devient péricline, il peut intéresser toute une branche ou plusieurs branches, portant des fleurs entièrement différentes de celles portées par les branches non touchées par la mutation. Le bouturage permet de séparer aisément en des individus distincts ces deux parties de la plante en chimère, à savoir, d'une part, la partie restée normale et qui est homogène dans toutes ses couches, d'autre part, la partie qui extériorise la mutation.

TABLEAU 4

*Effets du prétrempage avant le traitement au M. S. E.* (concentration = 4 p. 1 000)
(Essai 4)

| Durée de prétrempage (heures) | Faculté germinative (%) | Taux de mutations chlorophylliennes (%) | Nombre de plantules observées |
|---|---|---|---|
| Lignée VR-23 | | | |
| Témoin (1) | 39 | 0 | 114 |
| 0 (2) | 26 | 38,6 | 154 |
| 4 | 20 | 38,6 | 116 |
| 8 | 37 | 42,7 | 215 |
| 12 | 41 | 38,7 | 237 |
| 16 | 33 | 43,2 | 194 |
| 20 | 34 | 40,1 | 197 |
| 24 | 33 | 40,7 | 194 |
| 28 | 32 | 38,8 | 183 |
| 36 | 42 | 35,7 | 244 |
| Hybride MF-15 × VR-23 | | | |
| Témoin (1) | 56 | 0 | 112 |
| 0 (2) | 56 | 49,5 | 210 |
| 16 | 55 | 48,0 | 221 |

(1) Graines n'ayant pas subi le traitement au M.S.E.
(2) Graines non prétrempées traitées au M.S.E.

Les mutants floraux peuvent être classés en différentes catégories suivant leur phénotype.

1° Ceux qui correspondent à une modification notable de la coloration, soit dans le sens d'une diminution de l'intensité de la coloration, soit dans le sens d'un virement de la coloration vers des teintes violettes ou violacées. Les premiers (1*a*) très fréquents, contiennent moins d'anthocyanes que les témoins, sans que les proportions des diverses anthocyanes soient modifiées ; dans les seconds (1*b*), moins fréquents, la quantité de flavonols synthétisés dans la fleur est quelquefois modifiée, mais le plus souvent l'analyse chromatographique ne décèle aucune différence vis-à-vis des fleurs témoins.

2° Ceux qui correspondent à une modification de la répartition des pigments dans la fleur ; on peut distinguer ici 3 catégories :

*a*) les zones distales des pétales sont régulièrement plus claires ou blanches (« éclaircissements marginaux ») ;

*b*) la face inférieure des pétales devient blanche ou claire, par suite de l'absence ou de la diminution de synthèse des anthocyanes dans la couche épidermique dorsale (« éclaircissements dorsaux ») ;

*c*) les pétales possèdent des stries radiales alternativement claires ou foncées, de largeur variable (« striation » de même type que celles décrites à propos de l'action des rayons $\gamma$).

3° Ceux qui sont à l'origine d'un développement anormal de la fleur. Ex. : fleurs ne s'ouvrant pas, fleurs à tube court, fleur à pétales chiffonnés, etc. Ces différents types sont inclus dans la colonne « mutants morphologiques » du tableau 3. Dans d'assez nombreux cas, on a observé des fleurs de taille inférieure à la normale ; ces fleurs plus petites peuvent être colorées normalement, mais on les rencontre le plus souvent sur les mutants des deux premières catégories.

La fréquence d'apparition des mutants de pigmentation florale, dans laquelle les catégories 1 et 2 concourent chacune pour environ 50 p. 100, est directement fonction de la dose appliquée (tabl. 3). Cependant, à partir de 4 p. 1 000 on n'obtient plus une augmentation proportionnelle de cette fréquence très probablement à cause de l'importance de la létalité cellulaire provoquée par les fortes concentrations de produit mutagène toxique ; par contre, la fréquence des mutants morphologiques reste très directement liée à l'augmentation de la dose appliquée.

2.32. *Hybride MF-9 × VR-23.*

Les mutations somatiques obtenues dans l'essai 12 sont extrêmement fréquentes (voir tabl. 5). Toutes les catégories de mutants obtenues après le traitement de la lignée VR-23, se retrouvent ici avec des fréquences accrues ; elles sont mentionnées dans le tableau 5, sous les noms de « clairs », « foncés », « marginés », « dos clairs » et « striés », rappelant la classification précédente et ses paragraphes respectivement 1*a*, 1*b*, 2*a*, 2*b*, et 2*c*. On trouve de nombreux mutants « morphologiques » semblables à la troisième catégorie des mutants de VR.

Des phénotypes imputables à des mutations intervenant au niveau des loci A, B et $P_1$ apparaissent de la même manière qu'après les irradiations gamma (voir paragraphe 1.311.), avec pour chacun d'entre eux des fréquences de l'ordre de 1 p. 100 ou légèrement inférieures (tabl. 5).

Par contre, des mutations intervenant au locus $P_2$ ou à d'autres loci ayant un rôle quantitatif dans la synthèse des anthocyanes, ne donnent pas de phénotypes aisément distinguables parmi les nombreux phénotypes « clairs » obtenus, et sont donc éventuellement notées dans la catégorie 1*a*.

Le mode d'apparition et l'étendue des secteurs mutés ne sont pas sensiblement différents de ceux observés à propos des traitements précédents (essais 5 et 6 en particulier). Si l'on se réfère uniquement aux 28 mutants géniques et facilement repérables même en petits secteurs, on constate que les tissus mutés de cette catégorie sont assez peu étendus ; 8 d'entre eux n'ont été visibles que sur un secteur floral, et 13 autres sont issus d'un seul bourgeon.

TABLEAU 5

*Effets du traitement au M. S. E. sur les graines sèches ou prétrempées de l'hybride MF-9 × VR-23*

(Essai 12)

| Traitements effectués | | Nombre de plantes observées | Types de mutations florales | | | | | | | | | Taux de mutations global (%) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Phénotypes correspondant à la mutation génique (1) | | | Autres phénotypes (2) | | | | | | |
| Concentration p. 1 000 | Prétrempage (heures) | | A→ *a* | B→ *b* | $P_1$→ $p_1$ | Clairs (1*a*) | Foncés (1*b*) | Marginés (2*a*) | « Dos clairs » (2*b*) | Striés (2*c*) | Total | |
| 4 | 0 | 281 | 3 | 3 | 3 | 27 | 7 | 2 | 8 | 6 | 60 | 21,4 |
| 4 | 19 | 336 | 1 | 1 | 3 | 12 | 6 | 5 | 13 | 18 | 61 | 18,1 |
| 5 | 0 | 265 | 1 | 2 | 2 | 31 | 5 | 6 | 8 | 16 | 64 | 24,1 |
| 5 | 19 | 287 | 3 | 2 | 4 | 22 | 5 | 6 | 8 | 19 | 69 | 24,0 |
| | | 1 169 | 8 | 8 | 12 | 82 | 23 | 19 | 37 | 59 | 254 | |

(1) Voir paragraphe 1. 311.

(2) La description de ces phénotypes est donnée dans le paragraphe 2. 31.

Les résultats obtenus après prétrempage des graines ne sont pas différents de ceux obtenus sur graines sèches, et l'accroissement du taux de mutations quand on augmente la concentration en M. S. E. est relativement faible (tabl. 5). Ces résultats confirment ceux de l'essai 5 en ce qui concerne les concentrations (tabl. 3), et ceux de l'essai 4 en ce qui concerne le prétrempage des graines (tabl. 4).

2.4. *Effets sur l'autofertilité.*

L'autofertilité de la lignée VR-23, déjà partielle chez les témoins (73 p. 100) est très rapidement affectée par l'augmentation de la concentration en M. S. E. (tabl. 3), de telle sorte qu'il est très difficile d'obtenir des graines de la génération $M_2$ sur des plantes issues du traitement à 4 et 5 p. 1 000. Il faudra donc tenir compte de cet effet particulièrement important du M. S. E. dans le choix d'une dose optimale.

L'hybride MF-9 × VR-23, est moins sensible à l'action toxique du M. S. E. que la lignée VR-23 ; alors que la fertilité des plantes témoins est à peu près générale (de l'ordre de 92 p. 100), celle des plantes issues des traitements à 4 et 5 p. 1 000 est encore respectivement de 47 et 32 p. 100. Par ailleurs, le prétrempage des graines ne préserve pas mieux la fertilité, puisque les pourcentages obtenus sont généralement inférieurs à ceux observés après traitement des graines sèches aux doses correspondantes.

## DISCUSSION

Les très nombreuses mutations stables observées dans la génération $M_1$ homozygote, les perturbations dont elles sont responsables tant au niveau de la synthèse anthocyanique dans les fleurs, qu'à celui du fonctionnement des chloroplastes dans les feuilles, et les conditions particulières dans lesquelles elles apparaissent, constituent des faits bien établis chez le Pétunia, mais très peu mis en évidence chez d'autres plantes. Nous sommes donc amené à poser le problème de l'origine et la nature génétique de ces mutations et à discuter sous un angle nouveau, des modes d'actions comparées des agents mutagènes physiques et chimiques. Par ailleurs, l'observation et le dénombrement relativement aisés de ces mutations somatiques permettent une appréciation rapide des effets des agents mutagènes : nous discuterons d'abord cet aspect pratique qui est en fait celui des répercussions possibles de nos travaux sur la méthodologie des traitements de semence, pour envisager ensuite leurs conséquences sur un plan plus théorique.

### 1. *Influence de la dose appliquée*

La fréquence d'apparition des mutations somatiques est directement fonction de la dose appliquée (fig. 3 et tabl. 3). Il existe cependant des différences assez nettes entre les deux types de mutations : chlorophylliennes et florales. Tout d'abord une différence de niveau de fréquence, les premières étant généralement beaucoup plus nombreuses (2 à 10 fois plus suivant les cas) ; mais de plus, si le taux des mutations chlorophylliennes continue à croître proportionnellement aux plus fortes doses, il n'en est pas de même pour les mutations florales, où l'on enregistre une sorte de saturation à partir de 6 kR en $\gamma$, et de 4 p. 1 000 en M. S. E.

La différence de niveaux de fréquence s'explique par le fait que les mutations chlorophylliennes et anthocyaniques sont observées à des niveaux ontogéniques différents, les premières sur plantules, les secondes sur plantes fleuries ; de sorte que le nombre de cellules traitées dont le contenu génétique sera exprimé, est bien plus grand dans le premier cas que dans le second. La preuve en est que, si l'on dénombre seulement les mutants chlorophylliens observables sur plantes adultes, on obtient alors une courbe de fréquence tout à fait comparable à celle obtenue pour les mutants floraux (voir fig. 2 et 3).

Le palier observé dans les courbes de fréquence de mutations florales peut avoir son origine dans le fait que les hautes doses diminuent certainement la viabilité de beaucoup de descendances cellulaires mutées et que s'il y a compétition dans l'apex, elle sera évidemment plus sévère si le nombre de divisions cellulaires nécessaire pour aboutir à l'expression du contenu génétique est plus grand. Mais il peut y avoir aussi entre mutants chlorophylliens et anthocyaniques, des différences importantes au niveau des sites cellulaires mutés et des perturbations physiologiques qui en découlent.

Le taux de mutations somatiques chlorophylliennes, apprécié sur les premières feuilles des plantules peut être un indicateur précis de l'activité mutagène d'un traitement. Le cas du Pétunia n'est pas un cas isolé ; d'assez nombreuses espèces réagissent de la même manière, spécialement après un traitement au M. S. E. Dulieu (1968), Savin *et al.* (1968) travaillant sur Arabidopsis, Shevtsov (1968) sur Orge, ont remarqué que les taux de chimères chlorophylliennes observés en $M_1$ variaient en fonction des doses de la même manière que les taux de mutants chlorophylliens observés en $M_2$. De même, les premières feuilles issues de graines de légumineuses traitées aux agents mutagènes présentent des taches ou « spot » (Kaplan, 1954) dont la fréquence est proportionnelle à la dose appliquée (Blixt, 1965). Les avantages que présenterait l'observation de ces chimères chlorophylliennes en $M_1$ pour estimer l'activité mutagénique d'un traitement nous paraissent importants et peuvent être résumés de la manière suivante :

*a*) un gain de temps et d'espace, considérable par rapport à la méthode basée sur les taux de mutations observés en $M_2$. En un mois, ou deux, suivant les espèces, on peut avoir terminé une expérience, sans sortir du cadre d'une petite serre ;

*b*) une estimation beaucoup plus précise du taux de mutations : toutes les mutations chlorophylliennes, sauf celles intervenant dans l'épiderme, sont visibles à partir de la première feuille et facilement détectables à l'état de secteur ; on évite la perte de nombreuses mutations qui se produit par le passage par la phase reproductrice, du fait d'une structure en chimère non visible. On peut même apprécier le taux de mutations à l'échelle de la cellule, si l'on peut connaître le nombre de cellules de l'épicotyle impliquées dans la formation des premières feuilles ;

*c*) des observations intéressantes peuvent être faites concernant les types de mutations obtenues (toutes les catégories sont observables, depuis l'albinos pur, jusqu'au vert pâle), l'étendue des secteurs correspondants, le niveau foliaire d'apparition de ces secteurs et les courbes de fréquence des mutations en fonction du niveau foliaire. De ces observations peuvent être tirés des renseignements précieux sur le mode d'activité de chaque agent mutagène expérimenté.

Il reste cependant à remarquer que même si ces mutations se comportent statistiquement de la même manière que celles comptabilisées en $M_2$, elles peuvent, comme

nous le verrons plus loin, être la conséquence d'une action des agents mutagènes sur des organites cellulaires cytoplasmiques (DULIEU, 1967).

### 2. *Les effets du prétrempage des graines*

Il est bien connu que l'état d'hydratation de la graine modifie énormément sa radiosensibilité et par conséquent le pouvoir mutagène du rayonnement employé (NILAN *et al.*, 1965). Nos résultats concernant les effets sur l'apparition de mutations somatiques chez le Pétunia sont en accord avec ce point de vue ; l'efficacité mutagène des rayons $\gamma$ est considérablement renforcée par le prétrempage puisque les fréquences de mutations observées, tant chlorophylliennes que florales, sont multipliées par un coefficient compris entre 5 et 10 (fig. 3). La durée de prétrempage (fig. 2) ne modifie pas sensiblement cette efficacité, qui reste à peu près constante dès que la graine s'est imbibée : avec un trempage de 8 h on atteint tout de suite le taux de mutations maximum. Les premières divisions de l'épicotyle n'intervenant pas avant 48 h de trempage à cette température, il semble bien que la radiosensibilité soit due essentiellement à la présence d'eau dans les graines, beaucoup plus qu'à un état particulier des cellules de l'épicotyle au moment du traitement.

Par contre, et contrairement aux observations faites sur d'autres plantes, telles que *Arabidopsis thaliana* (ROBBELEN, 1965) ou l'Orge (SAVIN *et al.*, 1968), le prétrempage des graines de Pétunia avant le traitement au M. S. E. semble n'avoir aucun effet significatif sur le taux de mutations obtenues (tabl. 5). Les expériences faites pour essayer de déceler une période de sensibilité accrue dans la vie de la graine hydratée, n'ont donné aucun résultat significatif, les taux de mutations chlorophylliennes restant remarquablement constants, quel que soit l'état d'hydratation de la graine (tabl. 4). Le fait que la pénétration du M. S. E. soit plus rapide dans une graine imbibée que dans une graine sèche, (JACOBS, 1969) ne semble donc pas, chez le Pétunia, dans les conditions de nos expériences, avoir d'incidence sur le pouvoir mutagène du M. S. E.

### 3. *La notion de dose optimale*

Dans beaucoup de travaux, le choix de la dose à appliquer reposait sur le principe de la DL50, c'est-à-dire celle qui réduit de 50 p. 100 le pouvoir germinatif des graines ou la hauteur moyenne des plantules à différents stades. Le critère du pouvoir germinatif n'est pas fidèle et n'a pas la même valeur suivant les espèces ; on peut appliquer par exemple, au Pétunia, le M. S. E. à la concentration de 7 p. 1000 sans modifier le pouvoir germinatif des graines bien que la vitesse de germination soit très ralentie (fig. 4) : cependant, cette dose est extrêmement nocive pour les plantes dont bien peu arrivent à l'état adulte. L'application du test « hauteur des plantules » présente des difficultés d'emploi pour beaucoup d'espèces, et de toute façon, il ne préjuge pas lui non plus des dégâts ultérieurs qui peuvent affecter la plante.

C'est pourquoi, en utilisant les mutations somatiques obtenues sur Pétunia, nous avons tenté de dégager une notion d'efficience des traitements appliqués, au moyen de coefficients semblables à ceux employés récemment par JACOBS (1969) à propos de ses recherches de mutants $M_2$ sur *Arabidopsis*. Nous avons distingué, en prenant

toujours des valeurs relatives à celles des témoins, trois coefficients qui traduisent les effets toxiques des traitements, à savoir :

$g$ = pouvoir germinatif des graines traitées, relativement à celui des graines témoins ;

$v$ = taux de survie, c'est-à-dire le nombre de plantes adultes obtenu rapporté au nombre de plantules levées ;

$f$ = taux de fertilité des fleurs, rapporté à celui des témoins.

L'effet mutagène étant traduit par le taux de mutation somatique $m$, on arrive à une double notion d'efficience :

*a*) l'efficience directe, qui ne tient pas compte de la stérilité induite, et qui est égale au produit $mgv$, ; elle est utilisable dans le cas d'expérience de comparaison des effets d'agents mutagènes sous différentes conditions ;

*b*) l'efficience totale, qui est égale au produit des 4 coefficients $mgvf$, et dont on devra forcément tenir compte dans le cas d'études génétiques ultérieures des mutants, qu'ils soient recherchés en $M_1$ ou en $M_2$.

Nous avons tenté de résumer dans les tableaux 6 et 7, ce que pouvait apporter dans le cadre de nos essais sur Pétunia, l'emploi de tels coefficients. On voit que dans les cas de traitements au M. S. E. sur la lignée VR-23 (tabl. 6), si l'on obtient des efficiences directes particulièrement importantes avec les fortes doses, on a intérêt à se cantonner dans des doses faibles si l'on veut pouvoir utiliser les mutants obtenus. L'utilisation de ces coefficients est particulièrement intéressante pour comparer les effets d'agents mutagènes différents, et apprécier l'intérêt du prétrempage (tabl. 7) ; pour les irradiations $\gamma$ par exemple, une dose optimale se dégage très nettement quel que soit le type de mutations recherchées : l'application d'une dose de 6 kR sur des graines prétrempées pendant 16 h. L'efficience directe du M. S. E. dans la recherche de mutations somatiques est ici d'un haut niveau, l'efficience totale restant cette fois dans les mêmes limites que pour les rayonnements : cela a son importance en vue

TABLEAU 6

*Efficience comparée des différentes concentrations de M. S. E. sur les graines sèches de la lignée VR-23*

| Traitements p. 1 000 | Taux de germination ($g$) | Taux de survie ($v$) | Fertilité ($f$) | Coefficients | | Efficiences | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | Mutants chlorophylliens | | | Mutants floraux | | |
| | | | | $gv$ | $gvf$ | $m$ (1) | $mgv$ | $mgvf$ | $m$ (1) | $mgv$ | $mgvf$ |
| 2 | 1,00 | 0,88 | 0,64 | 0,88 | 0,56 | 17,4 | 15,31 | 9,74 | 3,7 | 3,26 | 2,07 |
| 3 | 1,00 | 0,82 | 0,22 | 0,82 | 0,18 | 31,5 | 25,83 | 6,93 | 7,2 | 5,90 | 1,30 |
| 4 | 0,93 | 0,81 | 0,06 | 0,75 | 0,05 | 39,3 | 29,47 | 1,97 | 10,9 | 8,18 | 0,55 |
| 5 | 0,90 | 0,66 | 0,0 | 0,59 | 0 | 100 (2) | 59 (2) | 0 | 11,0 | 6,49 | 0 |

(1) Taux de mutations observé (cf. tabl. 3).

(2) Mêmes remarques que pour le tableau 3 : presque toutes les plantules portent un ou plusieurs secteurs déficients.

de la récupération de mutants somatiques dont la nature est peut-être différente de celle des mutants obtenus par rayonnement. Enfin, notons que l'efficience au niveau génique, telle que nous avons pu la déceler (c'est-à-dire d'après les phénotypes) est légèrement meilleure pour les rayons γ appliqués sur graines prétrempées que pour le M. S. E.

TABLEAU 7

*Efficience comparée des traitements physiques ou chimiques avec ou sans prétrempage*
(Hybride MF-9 × VR-23. Essais 6 et 21)

| Durée de prétrempage (heures) | Doses | Coefficients | | Mutants chlorophylliens (2) | | Mutants floraux | | Mutants géniques (1) | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | *gv* | *gvf* | *mgv* | *mgvf* | *mgv* | *mgvf* | *mgv* | *mgvf* |
| 0 | γ 4 kR | 0,93 | 0,93 | 2,33 | 2,33 | 0,37 | 0,37 | 0,37 | 0,37 |
| 0 | γ 6 kR | 0,96 | 0,86 | 3,17 | 2,84 | 0,77 | 0,69 | 0,38 | 0,34 |
| 0 | γ 8 kR | 0,95 | 0,89 | 10,64 | 9,97 | 1,14 | 1,07 | 0,76 | 0,71 |
| 16 | γ 4 kR | 0,94 | 0,89 | 14,48 | 13,71 | 3,48 | 3,31 | 1,50 | 1,42 |
| 16 | γ 6 kR | 0,91 | 0,91 | 22,30 | 22,30 | 6,65 | 6,65 | 3,73 | 3,73 |
| 16 | γ 8 kR | 0,19 | 0,18 | 7,60 | 7,30 | 1,29 | 1,23 | 0,95 | 0,90 |
| 0 | MSE 4 ‰ | 0,50 | 0,25 | 19,30 | 9,65 | 10,78 | 5,51 | 1,60 | 0,80 |
| 0 | MSE 5 ‰ | 0,46 | 0,16 | — | — | 11,13 | 3,78 | 0,87 | 0,30 |
| 19 | MSE 4 ‰ | 0,60 | 0,22 | 24,06 | 8,82 | 10,92 | 4,04 | 0,90 | 0,33 |
| 19 | MSE 5 ‰ | 0,50 | 0,15 | — | — | 11,93 | 3,70 | 1,60 | 0,48 |

(1) Ensemble des phénotypes mutés se rapportant aux loci A, B, et $P_1$, le coefficient *m* utilisé étant égal à la somme des taux de mutations particuliers à chaque locus. Tous ces mutants sont compris également dans l'ensemble des mutants floraux de la colonne précédente.
(2) Mutants chlorophylliens observés sur plantules.

### 4. *Comparaison des effets des rayons γ et du M. S. E.*

Les deux agents mutagènes paraissent avoir des effets somatiques différents, qualitativement et quantitativement, tant au niveau chlorophyllien qu'au niveau anthocyanique (floral).

La gamme de mutants chlorophylliens issue de traitements au M. S. E. est beaucoup plus large que celle obtenue par les rayons γ ; elle comprend en particulier des types albina et xantha, jamais observés après irradiation, que ce soit sur lignée ou sur hybride ; pourtant dans les deux cas, les traitements ont été portés jusqu'aux doses sublétales (5 p. 1 000 pour le M. S. E. et 8 kR sur graines prétrempées pour les rayons γ). Quantitativement, les différences sont également très importantes : sur la lignée VR-23 par exemple, les rayons γ produisent au maximum 10 p. 100 de secteurs chlorophylliens, tandis qu'avec le M. S. E. on dépasse fréquemment les 100 p. 100 avec de fortes doses (tabl. 2 et 3).

Au niveau des mutants floraux, le M. S. E. est à l'origine d'un très large éventail de phénotypes nouveaux, dont certains, en particulier les types *2a* et *2b* (éclaircis-

sements marginaux et face inférieure non colorée), n'apparaissent pas après irradiation. Les fréquences d'apparition sont également très différentes : pour la lignée VR-23, le M. S. E. est beaucoup plus efficace que les rayons γ (10 p. 100 au lieu de 2 p. 100 en moyenne pour les doses fortes). La comparaison de ces résultats avec ceux obtenus sur l'hybride MF-9 × VR-23 par les deux types d'agents mutagènes (fig. 5) fait ressortir que :

*a*) l'efficacité du M. S. E. et des rayons γ sur les loci A, B et $P_1$ est sensiblement la même ;

*b*) les autres types de mutants somatiques sont produits uniquement ou préférentiellement par le M. S. E., aussi bien sur l'hybride que sur la lignée VR-23 (avec fréquence accrue pour l'hybride).

Autrement dit, l'activité mutagénique, repérée globalement par leurs phénotypes, au niveau des 3 loci A, B et $P_1$, représente 55 p. 100 de l'activité mutagénique totale des rayons γ, et seulement 11 p. 100 de l'activité mutagénique totale du M. S. E. En outre, la présence des mutations somatiques particulières induites par le M. S. E.,

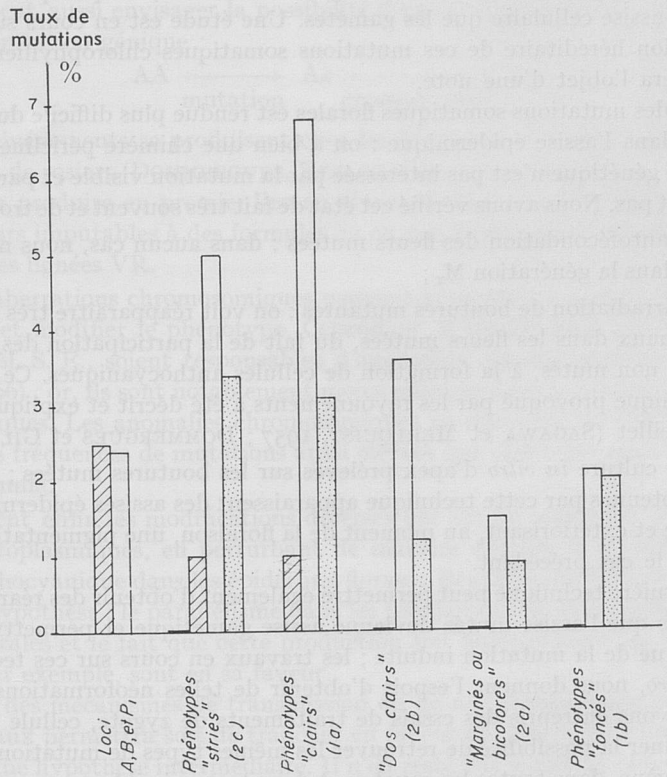



FIG. 5. — *Comparaison des effets mutagènes du M. S. E. et des rayons γ*

Rayons γ. Hybride MF-9 × VR-23
Graines prétrempées. 4,6 et 8 kR
M. S. E. Hybride MF-9 × VR-23
Graines sèches ou prétrempées. 4 et 5 p. 1 000
M. S. E. Lignées VR-23
Graines sèches. 4 et 5 p. 1 000

paraît indépendante de l'état d'homozygotie ou d'hétérozygotie des cellules traitées.

Ces observations, jointes à celles de MOUTSCHEN-DAHMEN *et al.* (1965) notant la multiplicité des organites intracellulaires marqués par le M. S. E. tritié dans les cellules de racines de *Vicia faba*, et à celles de DULIEU (1967) concernant le mode d'hérédité extranucléaire de certains mutants chlorophylliens obtenus par traitement de graines de tabac au M. S. E., renforcent bien le concept d'une activité mutagénique multilocalisée du M. S. E., en de nombreux sites cellulaires, tant cytoplasmiques que nucléaires.

### 5. *Isolement et possibilités d'étude génétique des mutants somatiques*

La plupart des mutations chlorophylliennes sont en chimères mériclines, au moins au début du développement de la plante ; beaucoup d'entre elles sont perdues avant la formation des inflorescences, mais celles qui ont persisté passent très souvent à l'état péricline, l'assise cellulaire mutée étant presque toujours l'assise sous-épidermique. A partir de là, si la stérilité induite n'est pas trop importante, la mutation somatique est aisément transmissible à la génération ultérieure puisqu'elle est portée par la même assise cellulaire que les gamètes. Une étude est en cours sur les modes de transmission héréditaire de ces mutations somatiques chlorophylliennes chez le Pétunia et fera l'objet d'une note.

L'étude des mutations somatiques florales est rendue plus difficile du fait de leur localisation dans l'assise épidermique : on a bien une chimère péricline, mais cette fois la couche génétique n'est pas intéressée par la mutation visible et par conséquent ne la transmet pas. Nous avons vérifié cet état de fait très souvent et de trois manières :

*a*) par l'autofécondation des fleurs mutées : dans aucun cas, nous n'avons revu la mutation dans la génération $M_2$ ;

*b*) par l'irradiation de boutures mutantes : on voit réapparaître très souvent des secteurs normaux dans les fleurs mutées, du fait de la participation des tissus sous-épidermiques non mutés, à la formation de cellules anthocyaniques. Ce bouleversement ontogénique provoqué par les rayonnements a été décrit et expliqué, principalement sur œillet (SAGAWA et MEHLQUIST, 1957 ; DOMMERGUES et GILLOT, 1964) ;

*c*) par la culture *in vitro* d'apex prélevés sur les boutures mutées ; sur les néoformations obtenues par cette technique apparaissent des assises épidermiques d'origine profonde et extériorisant, au moment de la floraison, une pigmentation normale comme dans le cas précédent.

Cette dernière technique peut permettre également d'obtenir des réarrangements tissulaires tels que l'assise mutée devienne assise gamétique et permettre ainsi une étude génétique de la mutation induite ; les travaux en cours sur ces techniques de culture *in vitro*, nous donnent l'espoir d'obtenir de telles néoformations. Parallèlement, nous avons entrepris des essais de traitements de zygote, cellule unique, qui doit nous donner la possibilité de retrouver les mêmes types de mutations, cette fois à l'état homogène, dans toutes les couches et donc transmissibles.

### 6. *Sur la nature des mutations somatiques florales*

La présence de ces mutations somatiques chez les Pétunias homozygotes, pose, comme nous le notions au début de cette discussion, un problème génétique particulier, qui paraît n'avoir été abordé chez aucune autre espèce.

Les mutations les plus intéressantes sont certainement celles obtenues après traitement au M. S. E. de la lignée VR-23. Grâce au bouturage de celles qui étaient en chimère péricline, nous avons obtenu des individus mutants d'une remarquable stabilité phénotypique ; nous avons vu que l'analyse chromatographique des fleurs mutées ne fait ressortir, sauf exception, que des différences quantitatives vis-à-vis du témoin. Nous avons noté aussi que la descendance autofécondée de ces mutants (tout au moins ceux qui sont suffisamment autofertiles) est entièrement normale ; il ne peut donc s'agir d'une hétérozygotie préexistante particulière à ce caractère muté et relevant d'un locus non identifié.

Quatre hypothèses à notre sens peuvent encore être faites sur la nature de la modification intervenue :

*a*) Il peut s'agir de la modification d'allèles à effets additifs, de telle sorte que la transformation en A*a* du génotype AA corresponde à un phénotype modifié. Dans ce cas, il doit exister un phénotype différent de celui du mutant, correspondant au génotype *aa*. De tels cas de dominance intermédiaire existent chez le Pétunia, mais ils sont relativement rares.

*b*) On peut aussi envisager la possibilité d'un crossing-over somatique intervenant après mutation génique :

$$AA \xrightarrow[\text{mutation}]{} Aa \xrightarrow[\text{crossing over}]{} aa$$

De tels événements se produisent chez les levures et ont été évoqués à propos de mutations de rosiers (Dommergues, Heslot *et al.*, 1966). Cependant, s'ils existent, ils doivent se produire en premier lieu au niveau de loci mutables tels que A ou $P_1$ ; or, des secteurs imputables à des formules *aa* ou $p_1p_1$ n'ont jamais été constatés après traitement des lignées VR.

*c*) Des aberrations chromosomiques peuvent apparaître à la suite d'application de M. S. E., et modifier le phénotype. Cependant, il semble bien que les rayons $\gamma$, plus que le M. S. E., soient responsables d'anomalies chromosomiques nombreuses (Heslot, 1966) ; or, ils sont notablement moins efficaces dans la production de mutations somatiques. Les anomalies chromosomiques ne sauraient en tout cas suffire à expliquer des fréquences de mutations aussi élevées que celles que nous avons observées sur Pétunia.

*d*) Restent enfin les modifications diverses qui ont pu intervenir au niveau des organites cytoplasmiques, en perturbant de manière durable le déroulement de la synthèse anthocyanique dans les épidermes floraux. Beaucoup de faits peuvent corroborer cette hypothèse : le parallélisme dans les productions de mutations chlorophylliennes et florales et le fait que cette production soit indépendante du degré d'hétérozygotie, par exemple, sont en sa faveur.

L'étude des mécanismes de transmission ou de non transmission de ces phénotypes nouveaux permettra soit de trancher en faveur de telle ou telle hypothèse, soit d'admettre une hypothèse intermédiaire. Il n'en reste pas moins, et ce sera la conclusion principale et provisoire de cette étude, que le M. S. E. nous paraît avoir, au vu de ces résultats, un champ d'activité extrêmement large, beaucoup plus étendu qu'on aurait pu le supposer tout d'abord et qu'il serait urgent de bien connaître avec précision au niveau cellulaire, en vue de son utilisation pratique éventuelle.

*Reçu pour publication en février 1970.*

## SUMMARY

### OBTAINING SOMATIC MUTATIONS IN PETUNIA AFTER SEED TREATMENT

Two mutagenic agents (ethyl methane sulfonate (E. M. S.) and γ-rays) are applied to Petunia seeds, dry or presoaked for varying durations. Floral markers are used in homozygote or heterozygous strains.

Somatic mutations are observed on the $M_1$ plants grown from treated seeds. Concerning the optimal conditions of these mutational events and the way by which the mutagenic agents work, following conclusions can be admitted :

1. The frequency with which the somatic mutations occur is correlated with the doses received. The number of chloroplast mutations observed on the $M_1$ seedlings can be taken as a precise and easy test for the mutagenic activity.

2. The pre-soaking of the seeds, whatever its duration, considerably increases the mutagenic effects of the γ-rays, but does not modify those of the E. M. S.

3. The efficiencies of the treatment can be estimated by the rate of useful mutations (*gvf* × per cent mutated plants) (tab. 6). It is possible also to evaluate the optimal dose for each purpose in view. For Petunia the optimal dose has been 6 kR (γ-Rays) on seeds presoaked for 16 hours.

4. Important differences were noted between the effects of γ-rays and E. M. S. In homozygous strains, E. M. S. may produce numerous somatic mutations (chlorophyllian or anthocyanic) with various phenotypes, which occur seldom, if ever, after irradiation by γ-rays. In heterozygous plants, the range of somatic mutations induced by E. M. S. is also much wider than by γ rays. Some mutants phénotypes induced by E. M. S. appear on both homozygous and heterozygous plants. On the other hand, the two mutagenic agents have the same efficacy on the loci of the marker genes A, B and $P_1$.

5. The somatic mutations are obtained in the form of periclinal or mericlinal chimera. Isolation by cuttings produces stable periclinal chimeras. The isolated chloroplast mutations are generally carried by the subepidermal layer ($t_2$) and can be transmitted to the next generation. The floral (anthocyanic) mutations, on the contrary, affect only the epidermal layer ($t_1$) and are not sexually transmissible. *In vitro* culture are made in order to obtain buds from the mutated epidermal layer ; they must make possible the genetical analysis of the anthocyanic mutations.

6. Hypotheses have been formulated regarding the genetic interpretation of these somatic mutations, especially those induced by E. M. S. treatments. It appears that some of them originate from a hereditary cytoplasmic modification.



## РЕЗЮМЕ

*О получении соматических мутаций у петунии, после обработки ее семян.*

КОРНЮ.

Воздушно-сухие или предварительно намоченные в течении разного времени семена петунии, полученные от гомозиготных или гетерозиготных ее линий, обрабатывались двумя мутагенами : этил-метан-сульфонатом (Э.М.С.) и γ лучами.

Наблюдения над растениями поколения $M_1$ полученными из обработанных семян и соматическими мутациями хлорофильного аппарата и синтеза антоцианов в цветах, привели к следующим заключениям об оптимальных условиях для мутаций, и о действии применявшихся мутагенов.

1 — Частота появления соматических мутаций приблизительно пропорциональна применявшимся дозам. Процент хлорофильных мутаций определяемый на проростках поколения $M_1$ может рассматриваться как точный и быстрый указатель мутагенного действия данной обработки.

2 — Какова-бы ни была длительность предварительного намачивания семян (от 4-х до 48-ми часов), оно резко усиливает мутагенную эффективность γ лучей, но не изменяет эффективности Э. М. С.

3 — Определение эффективности обработок при поиощи коеффициента их токсичности и мутагенной способности, помогает выделить понятие « оптимальная доза», в зависимости от преследуемых целей. Для петунии облучение предварительно намоченных в течении 16-ти часов семян, дозой в 6 Kr лучей, является оптимальным.

4 — Отмечены сильные различия между эффектами γ лучей и Э. М. С. Химический мутаген может вызвать у гомозиготных линий многочисленные соматические мутации хлорофильного или цветкового характера, которые или вовсе не проявляются, или появляются в небольших количествах после облучения γлучами. В гетерозиготном материале спектр соматических мутаций индуцированных Э. М. С. тоже гораздо шире чем в случае применения γлучей. Некоторые фенотипы мутантов индуцируются химическим мутагеном в оба типа метариала (гомозиготны и гетерозиготный). А вместе с тем эффективность обоих мутагенов одинакова на уровне локусов маркирующих генов A, B и $P_1$.

5 — Полученные соматические мутации проявляются в форме химер отцовского или материнского характера. Размножением при помощи черенкования можно стабилизовать химерные отцовские формы. Отдельные хлорофильные мутации обычно локализуются в подкожном слое ($t_2$) и передаются наследству по пути полового размножения. Цветковые мутации находятся наоборот в кожном слое ($t_1$) и не передаются этим путем; в настоящее время вырабатываются технические приемы культуры in vitro, благодаря которым станет возможным получение почек от кожного слоя, для последующего развития из них мутантов пригодных для генетического анализа.

6 — Формулируются гипотезы о ценности соматических мутаций, особенно мутаций индуцированных Э. М. С. Можно думать что некоторые из них вызванны наследственным изменением цитоплазмы.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


Blixt S., 1965. Studies of induced mutations in peas. IX. Leaf spots in peas as induced by mutagenic agents. *Agric. Hort. Genet.*, **23**, 172-186.

Cornu A., 1968. Genetical analysis of flower pigmentation and mutagenic treatments in Petunia. in : *Application of Atomic Energy in Agriculture* (*Annual Report* 1967) EUR 4080$^e$, 51-52.

Dommergues P., 1961. Action de quelques agents mutagènes sur la laitue. *Association Française pour l'avancement des Sciences, C. R. du Congrès de Reims* (juillet 1961).

Dommergues P., Gillot J., 1964. Variation de la réaction des boutures d'œillets à l'irradiation gamma *Comm. europ. Energ. atom.*, EUR, 1809 *f*.

Dommergues P., Gillot J., Martin C., 1966. Mutagenèse chez l'œillet de semis (*Dianthus caryophyllus*). in : « *Induced mutations and their utilization* », Gatersleben, 1966 ; Akademie Verlag, Berlin, 1967, 349-356.

Dommergues P., Heslot H., Gillot J., Martin C., 1966. L'induction de mutations chez les rosiers. in : *Induced mutations and their utilization*, Gatersleben, 1966 Akademie Verlag, Berlin, 1967, 319-348.

Dulieu H., 1965. Réactions morphologiques des plantules de *Nicotiana tabacum* L. et de *Nicotiana glutinosa L.* au traitement des graines au M. S. E. Conséquences sur l'apparition de mutations chlorophylliennes somatiques. *Ann. Amélior. Plantes.*, **15**, 359-372.

Dulieu H., 1967. Sur les différents types de mutations extranucléaires induites par le méthane sulfonate d'éthyle chez *Nicotiana tabacum* L. *Mutation Res.*, **4**, 177-189.

DULIEU H., 1968. Emploi des chimères chlorophylliennes pour l'étude de l'ontogénie foliaire. *Bull. sci. Bourgogne*, **25**, 1-60.

FRIEDBERG R., TOUZARD J., 1957. Essais de germination sur gel de silice. *Laboratoires L. Clause*, n° 1.

HESLOT H., 1966. Induction de mutations par des agents mutagènes physiques et chimiques. in : *Mutations in Plant Breeding*, I. A, E. A., Vienne, 1966, 139-149.

HESLOT H., FERRARY R., LEVY R., MONARD C., 1959. Recherches sur les substances mutagènes (halogeno-2 éthyle) aminés, dérivés oxygénés du sulfure de bis (chloro-2 éthyle) esters sulfoniques et sulfuriques. *C. R. Acad. Sci.*, **248**, 729-732.

JACOBS M., 1969. Comparaison de l'action mutagénique d'agents alkylants et des radiations $\gamma$ chez *Arabidopsis thaliana*. *Radiation Bot.*, **9**, 251-268.

KAPLAN R. W., 1954. Beeinflussung der durch Röntgenstrahlen induzierten mutativen Fleckenmosaiks auf den Blättern der Sojabohne durch Zusatzbehandlung. *Strahlentherapie*, **94** (1), 106-118.

MOUTSCHEN-DAHMEN M., EHRENBERG L., MOUTSCHEN J., 1965. Localisation intracellulaire du méthane sulfonate d'éthyle (E. M. S.) tritié chez *Vicia faba*. *Radiation Bot.*, **5**, 271-277.

MOUTSCHEN-DAHMEN J., M., MOES A., REEKMANS M., GILOT J., MATAGNE R., 1965. Effets cytogénétiques et stérilité dus au méthane sulfonate d'éthyle chez l'orge. *Rev. Cytol. Biol. vég.*, **28**, 35-43.

NILAN R. A., KONZAK C. F., WAGNER J., LEGAULT R. R., 1965. Effectiveness and efficiency of radiations for inducing genetic and cytogenetic changes in : *The use of induced mutations in Plant Breeding, Report of a meeting FAO*, IAEA, Rome, Mai, 1964, 71-89.

RÖBBELEN G., 1965. Wirkung von Äthylmethansulfonat nach verschieden langer Vorquellung der Samen Mutationsversuch mit *Arabidopsis thaliana* (L.) HEYNH. *Beitr. Biol. Pfl.*, **51**, 323-355.

SAGAWA Y., MEHLQUIST G. A. L., 1957. The mecanism responsible for some X-rays induces changes in flower color of the carnation, *Dianthus caryophyllus*. *Amer. J. Bot.*, **44**, 397-403.

SARUTCHEV J. F., 1967. Experimental mutagenesis in $M_1$ in tobacco. I. Chemical mutagens. *Genetika*, **8**, 30-40.

SAVIN V. N., SWAMINATHAN M. S., SHARMA B., 1968. Enhancement of chemically-induced mutations frequency in barley through alteration in the duration of presoaking seeds. *Mutation Res.*, **6**, 101-107.

SHEVTSOV V. M., 1968. Étude de l'action des mutagènes chimiques et physiques sur l'orge d'hiver en $M_1$ (en russe). in : *Selection par mutation*, 251-266, Moscou, 1968.

STEFFENSEN D. M., 1968. A reconstruction of cell development in the shoot apex of maize. *Amer. J. Bot.*, **55**, 354-369.

SYBENGA J., 1964. Quantitative analysis of radiation induced sectorial discoloration of the first leaf of *Crotalaria intermedia*. *Radiation Bot.*, **4**, 125-139.

ZACHARAS M., EHRENBERG L., 1962. Induction of leaf spots in leguminous plants by nucleotoxic agents. *Hereditas*, **48**, 284-306.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (2), 215-231.

# ÉTUDES PRÉLIMINAIRES A L'AMÉLIORATION DU POIREAU *A. PORRUM L.* PROPOSITION D'UNE MÉTHODE D'AMÉLIORATION

B. SCHWEISGUTH
avec la collaboration technique de B. BRUANT

*Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes,*
*Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles*
*Institut national de la Recherche agronomique*

## RÉSUMÉ

Quelques connaissances ont été acquises sur la génétique de cette espèce, peu étudiée jusqu'à maintenant. Elles concernent la stérilité mâle et la stérilité femelle, la réaction à une forte consanguinité et l'effet d'hétérosis.

Les quelques résultats acquis suggèrent une méthode d'amélioration aboutissant à des hybrides $F_1$.

## INTRODUCTION

Le Poireau (*Allium porrum* L.) est une espèce bisannuelle allogame. LEVAN (1940) et MURIN (1964) ont montré par des études cytologiques sur méioses et sur mitoses respectivement, qu'elle était autotétraploïde avec $4n = 32$. BERNINGER et BURET (1967), analysant des disjonctions de déficiences chlorophylliennes, ont confirmé ces observations. En étudiant les descendances en fécondation libre de plantes hétérozygotes pour un gène de déficience chlorophyllienne, ils ont évalué le taux d'allogamie à environ 80 p. 100 dans les conditions de milieu de Versailles.

Le Poireau est voisin d'espèces à multiplication végétative : A. *polyanthum*, A. *ampeloprasum* L., A. *sativum* L. Il se reproduit normalement par graines, mais il produit assez régulièrement des bulbes souterrains. Certaines variétés sont mêmes normalement multipliées par bulbes (MESSIAEN et LEROUX, 1967).

Cette espèce a la réputation d'être difficile à améliorer. L'objectif essentiel de notre travail est donc de mettre au point une méthode efficace d'amélioration. Nous avons déjà eu l'occasion de discuter certains aspects de ce travail (SCHWEISGUTH, 1967).

## I. — MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Diverses variétés ont été mises en essais à Versailles et utilisées pour la sélection et les différentes études. Les plus importantes sont :

| | |
|---|---|
| *Bleu de Solaise* | : variété d'hiver, de couleur foncée bleu-vert. |
| *Solaise violet* | : sélection anthocyanée de la précédente. |
| *Mézières* | : variété d'hiver, couleur foncée, fût long. |
| *Lièges* | : variété d'hiver, couleur foncée, fût assez court. |
| *Saulx* | : variété d'automne, à fût long. |
| *Elbeuf* | : variété d'automne, à fût court. |
| *Carentan* | : variété d'hiver, à fût moyen. |
| *Le premier* | : variété d'été, très précoce. |
| *Jaune gros du Poitou* | : variété d'été, court, couleur jaune. |

Le même nom peut désigner des populations assez différentes selon la provenance.
Un grand nombre de plantes ont été soumises à l'autofécondation et à l'hybridation.

### *Autofécondations*

Les premières fleurs ouvertes permettent de vérifier que la plante produit normalement du pollen. On les supprime avant de recouvrir l'ombelle d'un sachet de papier sulfurisé, dans lequel on introduit des pupes de mouches (*Calliphora*, *Sarcophaga*). Ces pupes éclosent après quelques jours et les adultes assurent une pollinisation efficace pendant deux ou trois semaines.

### *Croisements*

Ils sont faits sans émasculation. Deux ombelles sont mises dans un même sachet de papier sulfurisé, dans lequel on introduit des pupes de mouches. Les hybrides sont séparés des lignées dans la descendance de la plante prise comme femelle, au moment de la transplantation. Le choix repose sur la couleur du feuillage ou la vigueur. Si deux plantes $I_1$ (première génération d'autofécondation) sont croisées, la descendance de la plante considérée comme femelle sera un mélange de plantes $I_2$ et de plantes hybrides $I_1 \times I_1$. La forte différence de vigueur qui existe entre lignées et hybrides, permet de faire un tri satisfaisant.

Les semis ont lieu début avril en plein champ, le repiquage à la mi-juillet, les récoltes à l'automne.

La vigueur des lignées, des hybrides, des populations, a été estimée par pesée de plantes fraîches sans racines.

## II. — APPARITION DE GÈNES RÉCESSIFS

L'observation des lignées $I_1$ et $I_2$ montre qu'un grand nombre de plantes des variétés commerciales (populations) sont hétérozygotes pour un ou plusieurs gènes récessifs létaux ou désavantageux. Les caractères que l'on peut observer sont très divers : déficiences chlorophylliennes, feuillage émeraude, stérilité mâle et femelle, hampe florale naine — qui ne se dégage pas de la gaine des feuilles — mauvaise germination, etc.

BERNINGER et BURET (1967), en étudiant les déficiences chlorophylliennes, ont estimé que le nombre de gènes mis en jeu était compris entre 7 et 14, et que leur fréquence variait entre 10 et 30 p. 100.

Nous nous sommes particulièrement intéressé aux stérilités mâle et femelle.

### 1. *Stérilité mâle*

Ce caractère prend des aspects différents. On peut observer :

— des anthères brun clair ou jaunâtres, d'autres blanches presque translucides, en général de taille réduite, quelquefois très petites ou très plates ;

— ces anthères sont soit indéhiscentes, soit déhiscentes, laissant apparaître un peu de pollen ;

— au microscope (coloration à la Safranine glycérinée) ces anthères apparaissent soit complètement vides, soit contenant un peu de pollen dont une petite proportion paraît normal.

L'observation à la loupe (× 3) permet de distinguer assez facilement les plantes mâle-stériles.

Les bulbes de quelques-unes de ces plantes stériles ont été plantés en serre (1966) ou en champs (1968). La majorité d'entre elles a été de nouveau jugée stérile ; quelques-unes se sont révélées fertiles :

serres : 15 mâle-stériles et 11 fertiles
champs : 7 mâle-stériles et 3 fertiles

Ces plantes fertiles sont en général de mauvais producteurs de pollen.

La stérilité mâle est très peu fréquente dans les populations — 3 sur 30 000 plantes observées. Par contre, jusqu'à un cinquième des lignées $I_1$ observées, présente ce caractère avec un faible pourcentage.

Les proportions observées peuvent s'expliquer par la ségrégation d'un ou plusieurs loci hétérozygotes. Les effectifs observés — une trentaine de plantes par lignée dans la majorité des cas — ne permettent pas toujours de distinguer entre les différentes proportions théoriques possibles. En supposant : le coefficient $\alpha = 0$ [1], les génotypes mâle-stériles complètement récessifs *aaaa*, *bbbb*, etc. et des loci non liés agissant indépendamment, nous avons les proportions suivantes de mâle-stériles dans la descendance de :

| | *P.100* |
|---|---|
| *aa* AA | 2,8 |
| *aa* AA *bb* BB | 5,5 |
| *aa* AA *bb* BB *cc* CC | 8,6 |
| *aaa*A | 25,0 |
| *aaa*A *bbb*B | 43,8 |

[1] $\alpha$ = coefficient définissant « la fraction de méioses pseudo-équationnelles » (DEMARLY 1963). L'hypothèse $\alpha = 0$, est justifiée par la faible fréquence des quadrivalents formés à la métaphase I (LEVAN, 1940).

TABLEAU I

*Comparaison de fréquences observées de plantes mâle-stériles $I_1$ avec les fréquences théoriques correspondant à divers génotypes des plantes-mères*

(pas de linkage, action indépendante des gènes)
Les valeurs de P ou de $\chi^2$ qui ne permettent pas de rejeter l'hypothèse, sont en caractères gras

| Lignées | Observation | | | Fréquences calculées de mâle-stériles | | | | Génotype |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Nombre de plantes | | | *aa*AA | *aa*AA *bb*BB | *aa*AA *bb*BB *cc*CC | *aaa*A | |
| | total | m. s. | % ms | 2,8 % | 5,5 % | 8,6 % | 25 % | % ms |
| *Sol 28* ..... | 224 | 19 | 8,5 | | $\chi^2 = 3,897\ 7$ | $\chi^2 = \mathbf{0,003\ 9}$ | | $\chi^2 = 0,05 = 3,841$ pour un $d^0$ l. |
| *Elb 31* ..... | 89 | 6 | 6,7 | P = 0,026 5 | $P = \mathbf{0,146\ 2}$ | $P = \mathbf{0,134\ 9}$ | | |
| *Sx 7*..... | 62 | 11 | 17,8 | | | $\chi^2 = 6,235\ 0$ | $\chi^2 = \mathbf{1,741\ 9}$ | |
| *Sol 3* ..... | 77 | 2 | 2,6 | $P = \mathbf{0,233\ 7}$ | $P = \mathbf{0,127\ 13}$ | | | |
| *Sx 40*..... | 110 | 2 | 1,8 | $P = \mathbf{0,219\ 0}$ | P = 0,042 7 | | | |
| *Sx 34*..... | 34 | 8 | 23,5 | | | | $\chi^2 = \mathbf{0,039\ 21}$ | |

Le tableau 1 montre quelques exemples de disjonctions que nous avons tenté d'ajuster à ces proportions théoriques.

La dominance de l'allèle fertile n'est pas nécessairement complète. Les cas où nous avons observé une certaine fertilité lors de la deuxième floraison, ceux où la fertilité apparaît tardivement — les premières fleurs qui s'ouvrent sont nettement stériles — peuvent s'expliquer par une dominance incomplète. Les disjonctions suivantes pourraient s'expliquer ainsi :

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| *Li* | 103-2 | 20 ms/106 | soit | 10,9 p. 100 |
| *Sx* | 7 | 11 ms/62 | soit | 17,8 p. 100 |
| *Sol* | 55 | 9 ms/62 | soit | 14,5 p. 100 |
| *Sol* | 111 | 9 ms/60 | soit | 15,0 p. 100 |

Les plantes mères pourraient avoir le génotype AA *aa* qui produit en autofécondation :

1/36 *aa aa*
et 8/36 A*a aa*

soit 9/36 de mâle-stérile, ou 16,7 p. 100.

Un grand nombre de disjonctions pourraient s'expliquer aussi bien par l'action d'un gène (*aa*AA) que deux gènes indépendants *aa*AA *bb*BB, ou même de deux gènes complémentaires — *aaaa bbbb* étant le génotype stérile, A*aaa* B*bbb* donnerait 6,25 p. 100 de stériles —. Il est donc difficile de conclure sur le déterminisme génétique de ce phénomène. Nous savons seulement qu'il peut être déterminé simplement dans certains cas.

Nous ne connaissons pas le nombre de loci mis en cause par la stérilité mâle, il ne nous est donc pas possible d'estimer à partir des observations des disjonctions en $I_1$ ou $I_2$, la fréquence des allèles de stérilité dans les populations.

Par contre, l'observation de la descendance en fécondation libre de mâle-stériles $I_1$, nous donne un moyen d'estimer la fréquence de certains des gènes de stérilité. Dans le cas simple où le génotype stérile est le nulliplex *aaaa*, la fréquence des plantes mâle-stériles dans la descendance en fécondation libre d'une plante mâle-stérile, est égale à la fréquence des gamètes homogènes *aa* dans le pollen apporté.

Des plantes $I_1$ mâle-stériles ont été laissées en pollinisation libre au milieu des plantes fertiles de la même lignée, et des lignées voisines. La fréquence des gamètes homogènes *aa* de cette population de lignées $I_1$ (issues de la même population $I_0$) est égale à la fréquence des mâle-stériles observés dans les descendances des mâle-stériles $I_1$.

Selon les cas, cette fréquence est très différente, variant de 0 à 0,05 — en fait le nombre assez faible de plantes observées par descendances fait que seules les fréquences les plus élevées ont été estimées.

*Estimation de la fréquence p de « a » dans la population originale*

Nous ferons les calculs en admettant que $\alpha = 0$, et que la population originale a un taux d'autofécondation $s = 0{,}2$.

Dans la population de départ — supposée à l'équilibre — la fréquence des différents types de gamètes est la suivante : (BERNINGER et BURET, 1967).

$$aA, \quad Z = 2pq\,\frac{4-4s}{4-3s}$$

$$aa, \quad X = p^2 + pq\,\frac{s}{4-3s}$$

$$AA, \quad Y = q^2 + pq\,\frac{s}{4-3s}.$$

Avec $p$ fréquence de « $a$ », $q$ celle de « A ».

La structure de cette population $I_0$ à l'équilibre est alors :

$$\begin{aligned} aaaa &: X^2 \\ aaaA &: 2XZ \\ aaAA &: Z^2 + 2XY \\ aAAA &: 2ZY \\ AAAA &: Y^2 \end{aligned}$$

Nous pouvons de là, calculer la fréquence des gamètes *aa*, *a*A et AA produits par chaque génotype. Par combinaison des gamètes produits par chaque plante, nous obtenons la structure de la population $I_1$, ensemble des lignées $I_1$. Le génotype *aaaa* de fréquence $X^2$ en $I_0$ n'est pas autofécondé.

La structure de la population $I_1$ est :

$$aaaa : [1/36\ (Z^2 + 2XY) + 1/2XZ]\,\frac{1}{1-X^2}$$

$$aaaA : [8/36\ (Z^2 + 2XY) + XZ]\,\frac{1}{1-X^2}$$

$$aaAA : [18/36\ (Z^2 + 2XY) + 1/2XZ + 1/2ZY]\,\frac{1}{1-X^2}$$

$$aAAA : [8/36\ (Z^2 + 2XY) + ZY]\,\frac{1}{1-X^2}$$

$$AAAA : [1/36\ (Z^2 + 2XY) + Y^2 + 1/2ZY]\,\frac{1}{1-X^2}.$$

Le terme $X^2$ représente la fréquence des *aaaa* dans la population, il est très faible devant 1( de l'ordre de $10^{-4}$), nous le négligerons.

Les plantes $I_1$ mâles-stériles *aaaa* sont laissées en fécondation libre dans la population $I_1$. Les gamètes mâles *aa* sont produits par les génotypes

$$aaaA \rightarrow 1/2aa + 1/2aA$$

et

$$aaAA \rightarrow 1/6aa + 4/6aA + 1/6AA.$$

La somme des gamètes mâles produits est $1 - [1/36(Z^2 + 2XY) + 1/2XZ]$ (Le terme entre crochets représente la fréquence des *aaaa* dans la population $I_1$).

La fréquence des gamètes mâles « *aa* » produits par la population $I_1$ est :

$$f_{I_1(aa)} = \frac{\frac{1}{2}\left[\frac{8}{36}(Z^2+2XY)+ZX\right] + 1/6\left[\frac{18}{36}(Z^2+2XY)+\frac{1}{2}XY+\frac{1}{2}ZY\right]}{1-\left[\frac{1}{36}(Z^2+2XY)+\frac{1}{2}XZ\right]}. \qquad (1)$$

Après simplification de (1), cette fréquence peut être calculée en fonction de $p$, en prenant la valeur 0,2 pour $s$.

Les valeurs numériques sont calculées de manière approchée :

$$f_{I_1(aa)} = \frac{-5{,}4p^4 - 23{,}1p^3 + 22{,}0p^2 + 6{,}5p}{36 - (0{,}3p^4 - 7{,}6p^3 + 7{,}2p^2 + 0{,}12p)}. \qquad (2)$$

Dans le cas de la population *Solaise violet*, la fréquence des mâle-stériles, dans la descendance en fécondation libre des mâle-stériles de la lignée $I_1$, *Sovi 16*, est de 0,05 ; donc $f_{I_1}(aa) = 0{,}05$. (Les disjonctions de *Sovi 16*, permettent d'admettre dans ce cas l'action d'un gène, le génotype mâle-stérile étant *aaaa*).

Cette valeur de (2) donne l'équation du quatrième degré en $p$ :

$$5{,}4p^4 + 23{,}5p^3 - 22{,}3p^2 - 6{,}5p + 1{,}80 = 0 \qquad (3)$$

La solution approchée de (3) est $p = 0{,}184$.

Cette fréquence du gène de stérilité de la lignée *Sovi 16*, laisse prévoir l'apparition de $1{,}8 \cdot 10^{-3}$ mâle-stériles dans la population $I_0$ originale.

De même la fréquence des plantes mâle-stériles dans la population $I_1$ serait :

$$f_{I_1(ms)} = \frac{1}{36}(Z^2 + 16XZ + 2X - 2X^2)$$

$$= \frac{1}{36}(0{,}3\,p^4 - 7{,}6\,p^3 + 7{,}2\,p^2 + 0{,}12\,p).$$

Soit, tous calculs effectués : $f_{I_1}(ms) = 0{,}006$ ou $0{,}6$ p. 100. Or nous avons observé que la fréquence des mâle-stériles dans les populations commerciales était de l'ordre de $10^{-4}$ — ce qui correspondrait à $p = 0{,}08$, si un seul gène était en cause — nous avons donc certainement surestimé la fréquence du gène. Ceci peut s'expliquer facilement par le fait que les croisements frères × sœurs étaient favorisés par la disposition des plantes sur le terrain, les plantes mâle-stériles restant sur le rang où était plantée la lignée en disjonction.

Par contre, les observations faites dans 112 lignées $I_1$ de *Solaise violet* donnent une fréquence de 1,5 p. 100 ce qui correspondrait à $p = 0{,}32$, si un seul gène était en cause. Il y a donc probablement plusieurs gènes non allèles, en jeu dans la population.

La fréquence de ce gène de stérilité est à rapprocher de la fréquence des gènes de déficiences chlorophylliennes estimées par BERNINGER et BURET.

### 2. *Stérilité femelle*

Cette stérilité a été constatée lors du battage des ombelles. Elle apparaît sur des plantes $I_1$ autofécondées ou pollinisées par d'autres plantes $I_1$ : 9,6 p. 100 des inflorescences dans le premier cas, 8 p. 100 dans le deuxième ont donné moins de

20 graines, en 1966. En 1968 nous avons observé les pourcentages suivants de plantes autofécondées qui ont donné moins de 0,1 g de graines (moins d'une trentaine de graines) :

$I_0$ : 1 p. 100 — 94 plantes autofécondées
$I_1$ : 13,5 p. 100 — 111 plantes autofécondées, dans 23 lignées
$I_2$ : 34,0 p. 100 — 308 plantes autofécondées, dans 80 lignées.

Malgré une sélection obligatoire pour la fertilité des $I_1$, la stérilité femelle devient très importante en $I_2$. L'effet de la consanguinité est aussi très marqué sur les valeurs moyennes et les valeurs maxima des récoltes de graines :

$I_0$ = moyenne 9,5 g, maximum 20 g
$I_1$ = — 2,5 g — 11 g
$I_2$ = — 0,9 g — 7 g

Les résultats qui apparaissent dans le tableau 2, montrent qu'une liaison existe entre la stérilité mâle et la stérilité femelle.

En moyenne les plantes $I_1$, mâle-stériles produisent 5 fois moins de graines que les plantes $I_1$ mâles-fertiles.

TABLEAU 2

*Poids moyens de graines par plante $I_1$ mâle-fertile et mâle-stérile*
Versailles 1968. Il y a une liaison entre stérilités mâle et femelle

| Plantes $I_1$ | Mâle-fertile | Mâle-stérile | |
|---|---|---|---|
| Autofécondées | 2,13 | | Grammes/plante |
| | 111 | 0 | Nombre observé |
| En fécondation libre | | 0,41 | Grammes/plante |
| | 0 | 20 | Nombre observé |
| Croisées par une $I_1$ mâle-fertile | 1,98 | 0,41 | Grammes/plante |
| | 13 | 15 | Nombre observé |

Cette liaison existe aussi en $I_2$, où les mâles-stériles produisant moins de 0,1 g de graines sont deux fois plus nombreux que les mâle-fertiles produisant aussi peu de graines :

ms $I_2$ FL = 89 p. 100
ms $I_2$ × mf $I_2$ = 63 p. 100
mf $I_2$ autofécondés = 34 p. 100
} des plantes produisant moins de 0,1 g

Ces caractères de stérilité, qui s'ajoutent aux déficiences chlorophylliennes et à d'autres caractères plus ou moins létaux, doivent jouer un rôle dans le maintien de l'hétérozygotie des populations. Ils éliminent de la reproduction une portion non

négligeable de plantes consanguines. Cette élimination peut être accrue par la dominance incomplète possible de certains allèles de fertilité, qui entraînent une certaine stérilité des hétérozygotes *Aaaa*.

## III. — EFFETS D'UNE FORTE CONSANGUINITÉ ET HÉTÉROSIS

### 1. *Perte de vigueur dans les deux premières générations d'autofécondation, et uniformité des lignées*

Cette perte de vigueur est très importante. Elle contribue aussi à contre-sélectionner les plantes consanguines.

Nous avons estimé la vigueur des plantes par leur poids frais. A Versailles et à Soings en Sologne, des lignées $I_1$ ont été comparées à des témoins populations contigus dans le champ.

TABLEAU 3 *a* Versailles 1966

*Comparaison de la vigueur de lignées $I_1$ et des populations dont elles sont issues.*

| Variétés-populations | Poids moyen par plante en gramme | | | $I_1$ en % de $I_0$ |
|---|---|---|---|---|
| | $I_0$ | $I_1$ | moyenne de : | |
| *Mézières* (VB) ..... | 172 | 116 | 1 lignée $I_1$ | 67,4 |
| *Saint-Victor* (Cl) .... | 196 | 113 | 2 — | 57,6 |
| *Elbeuf* (Cl) ..... | 205 | 127 | 2 — | 61,9 |
| *Elbeuf* (Cl) ..... | 187 | 107 | 2 — | 57,2 |
| *Saulx* (Vac) ..... | 150 | 107 | 2 — | 71,3 |
| *Saulx* (Vac) ..... | 195 | 141 | 2 — | 72,3 |
| *Saulx* (Vac) ..... | 167 | 125 | 2 — | 74,8 |
| *Solaise* (Dbx) ..... | 128 | 101 | 2 — | 78,9 |
| *Solaise* (Dbx) ..... | 146 | 88 | 4 — | 60,3 |
| *Solaise* (Dbx) ..... | 200 | 92 | 2 — | 46,0 |
| Totaux ..... | 1 746 | 1 117 | 21 — | 63,9 |

TABLEAU 3 *b* Soings en Sologne 1967

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| *Elbeuf* ..... | 481 | 276 | 3 | 57,4 |
| *Liège* ..... | 350 | 203 | 4 | 58,0 |
| *Solaise* ..... | 361 | 319 | 4 | 88,3 |
| *Guillard* ..... | 317 | 190 | 4 | 59,9 |
| Totaux ..... | 1 509 | 988 | 15 | 65,5 |

FIG. 1 et 2. — *Lignées $I_1$* (Li 85 et Li 10) *au milieu des lignées $I_2$ issues de ces $I_1$* (Li 85-1 à 5, Li 10-1 à 4)
Remarquez la perte de vigueur des $I_2$ par rapport aux $I_1$, et l'homogénéité de ces lignées

La perte de vigueur moyenne dans l'un et l'autre essai est très proche de 35 p. 100. On remarque qu'elle varie beaucoup selon les cas allant de 12 p. 100 à 54 p. 100.

Aucune mesure n'a été faite sur les $I_2$, mais la perte de vigueur semble être du même ordre entre $I_1$ et $I_2$, qu'entre $I_0$ et $I_1$ (voir fig. 1 et 2)

Cette perte de vigueur est nettement supérieure à celle observée chez la Luzerne par exemple, autre espèce tétraploïde, où elle est d'environ 25 p. 100 (A. GALLAIS, 1967).

D'autre part les lignées $I_1$ sont phénotypiquement très uniformes. Cette uniformité est d'autant plus frappante que les lignées issues d'une même variété-population sont souvent très différentes les unes des autres (voir fig. 3).

FIG. 3. — *Lignées $I_1$ issues de la population Perpignan.*
Notez les différences phénotypiques entres lignées

De même les $I_2$ sont homogènes, bien qu'il existe souvent des différences phénotypiques importantes entre $I_2$ d'une même famille (c'est-à-dire issues d'une même lignée $I_1$).

Les différences entre familles $I_2$ de la même origine variétale, peuvent être très importantes.

Les lignées $I_1$ et $I_2$ sont très typées pour l'aspect des plantes et certains caractères de résistance ou de sensibilité aux maladies — Rouilles, Alternaria — et au froid. Elles s'écartent du type moyen de chaque population. On trouve ainsi des lignées au port très dressé, ou au contraire très étalé, des lignées avec des feuilles très étroites, ou bien très courtes. Le port semble lié au niveau de vigueur des plantes. En effet, nous observons plus de lignées au port très dressé parmi les $I_2$ que parmi les $I_1$. Dans ce cas, la perte de vigueur semble être une des causes du caractère. De ce fait certains caractères qualitatifs peuvent être difficilement comparables entre plantes à niveau de consanguinité différent.

L'ensemble de ces observations sur les lignées $I_1$ et $I_2$ pose une question : l'uniformité interne des lignées est en contradiction avec la notion de ségrégation de caractères relativement simples, que nous associons à la diversité des lignées observées, comment l'expliquer ?

L'explication peut être génétique. Il faut dans ce cas lier l'homogénéité des lignées et la forte perte de vigueur. En effet on peut attribuer la baisse de vigueur observée à la perte d'une forte proportion de *loci* à structure tétragénique — *abcd* — ou trigénique — *aabc* — (1).

D'autre part une certaine sélection inconsciente intervient. Le système de culture fait que relativement peu de graines donnent des plantes qui atteignent l'âge adulte.

— Le taux de germination des lignées est relativement faible, du fait peut-être de gènes létaux à l'état homozygote.

— Un certain choix est pratiqué à la transplantation, éliminant quand il y a trop de plantes, les individus les plus faibles.

L'explication est peut-être d'un autre ordre : nos observations uniquement visuelles, sur une ligne , manquent de précision ; l'œil pourrait être incapable de repérer les différences qui existent. Le fait que les lignées soient différentes les unes des autres accentue problablement un certain effet de lignes. Certains caractères comme la couleur ou le port sont plus « impressionnants » que d'autres : dimensions de feuillage, longueur du fût, etc.

Quoi qu'il en soit, si pour la sélection nous pouvons distinguer des lignées très différentes les unes des autres, dont certaines semblent intéressantes pour leur valeur propre, nous devons savoir comment elles se comportent dans leurs descendances hybrides, au sein d'une variété synthétique ou hybride.

### 2. *Hétérosis*

Des hybrides entre plantes $I_0$ et entre plantes $I_1$ ont été observés. Des plantes $I_0$ des variétés *Jaune gros du Poitou* (feuillage jaune) et *Bleu de Solaise* (feuillage bleu) ont été croisées. Les descendances hybrides de ces croisements se sont montrées plus vigoureuses que le parent le plus vigoureux, *Bleu de Solaise*.

En 1966, 140 croisements ont été réalisés entre plantes $I_1$ de différentes origines. 126 descendances — mélanges de lignées $I_2$ et d'hybrides $I_1 \times I_1$ — ont été semées au printemps 1967. 92 combinaisons hybrides ont pu être transplantées et observées.

Des populations témoins étaient réparties régulièrement parmi les hybrides. Ces populations représentaient les meilleures variétés essayées à Versailles. L'essai ne comportait pas de répétitions.

Les récoltes faites en septembre 1967 ont permis de dégager les résultats suivants:

— 45 hybrides supérieurs à la moyenne des témoins, le plus vigoureux la dépassant de 21, 7 p. 100,

— 42 hybrides inférieurs à la moyenne des témoins, le plus faible étant inférieur de 17,5 p. 100,

— 5 hybrides égaux aux témoins.

(1) D'après la théorie sur la vigueur hybride des tétraploïdes, la vigueur maximum est statistiquement liée aux structures géniques les plus riches en allèles soit *abcd* ou *aabc* (Demarly, 1963).

La moyenne des hybrides est à peu près égale à la moyenne des témoins.

Vingt-trois des meilleurs hybrides ont été mis en essai avec répétitions en 1968 à Soings en Sologne. L'ordre de classement des hybrides dans cet essai respecte à peu près celui établi en 1967.

Les deux meilleurs hybrides valaient respectivement 134 et 119 p. 100 du meilleur témoin, *Bleu de Solaise*, — rendement moyen de ce témoin = 33,5 t/ha.

L'effet d'hétérosis est donc très net puisque les hybrides valant en moyenne les populations, ils valent 150 p. 100 environ des lignées parentes. De plus, quelques combinaisons ressortent nettement de la moyenne.

Nous avons pesé individuellement des plantes de 44 hybrides et de 17 témoins. Nous avons ainsi pu estimer l'écart-type des mesures faites sur chacun et leur coefficient de variation : $C\,V = \frac{s}{x}\,100$.

La moyenne des coefficients de variation est de 26,7 p. 100 pour les hybrides, alors qu'elle est de 32,7 p. 100 pour les variétés populations.

Certaines combinaisons $I_1 \times I_1$ étaient répétées, deux autres plantes des deux mêmes lignées ayant été croisées ensemble. Les hybrides « cousins », — même grands-parents $I_0$ — étaient selon les cas très semblables ou assez différents l'un de l'autre.

En 1968, quelques familles d'hybrides faits entre plusieurs plantes de plusieurs couples de lignées $I_1$, ont pu être observées. Certaines familles sont assez homogènes, les différents hybrides se ressemblant beaucoup.

## IV. — UTILISATION DE CES RÉSULTATS POUR L'AMÉLIORATION VARIÉTALE

Ces résultats doivent nous permettre de définir une méthode d'amélioration, qu'il faudra ensuite mettre au point. Elle devra être suffisamment simple et permettre une diffusion économique de la nouveauté. Elle doit surtout nous permettre de diversifier les possibilités d'exploitation de cette espèce en agissant sur les caractères :

précocité-tardiveté,
résistance au froid,
montaison tardive au printemps.

De plus, les variétés obtenues doivent être résistantes ou tolérantes vis-à-vis de certains parasites — Rouilles, Virus — et avoir une bonne présentation : homogénéité, longueur du fût suffisante, fût droit — non bulbeux.

Plusieurs méthodes peuvent être envisagées pour atteindre les buts ainsi fixés : par exemple, la constitution de variétés synthétiques, qui peut être abordée de diverses manières, ou la mise au point d'hybrides $F_1$ entre lignées.

C'est de cette dernière méthode que nous voulons discuter ici. Elle nous est fortement suggérée par la série de résultats que nous avons exposés concernant l'effet d'hétérosis et la stérilité mâle.

### 1. *Utilisation de l'effet d'hétérosis*

Nous avons vu que cet effet est assez important pour que certaines combinaisons hybrides entre plantes $I_1$ soient nettement plus vigoureuses que nos meilleures variétés.

Mais il résulte de l'étude de la génétique des espèces tétraploïdes, que la vigueur hybride d'une descendance décroît quand croît le taux de consanguinité des parents (la proportion de loci tri et tétragéniques diminue) A. GALLAIS, 1968, 2. Nous aurons par exemple la suite d'inégalités suivante :

$$I_0 \times I_0 > I_1 \times I_1 > .... > In \times In$$

chaque terme représentant une valeur moyenne.

Nous aurions donc avantage à utiliser les parents les moins consanguins possibles pour avoir des variétés vigoureuses. Mais un de nos objectifs est aussi d'obtenir un produit suffisamment homogène. Il y a donc un compromis à trouver entre ces exigences contradictoires. Nos premiers résultats indiquent que la solution $I_1 \times I_1$ pourrait convenir.

### 2. *Utilisation de la stérilité-mâle*

Ce caractère nous apparaît actuellement comme purement génique. Mais rien ne prouve pour l'instant qu'un système où il y aurait interaction entre un cytoplasme particulier et les gènes — comme il en existe chez l'Oignon *A. cepa* L. — n'existe pas dans l'espèce.

Une différence essentielle entre les deux espèces doit malgré tout être soulignée : chez l'Oignon, la fréquence des mâle-stériles dans les populations varie de 1 p. 100 à 25 p. 100 environ, alors qu'elle est de l'ordre de $10^{-4}$ chez le Poireau. Le phénomène n'a donc pas la même signification évolutive chez les deux espèces.

Dans le cas favorable où il existerait une telle interaction cytoplasme/gènes, un système analogue à celui utilisé pour l'Oignon pourrait être mis au point.

Dans le cas (qui nous paraît plus probable) de stérilité uniquement génique, il faut trouver une méthode de multiplication du parent femelle.

Plusieurs solutions sont envisageables ; nous en exposerons quelques unes.

a) *Maintien d'une population hétérozygote pour le caractère mâle-stérile*

Avec un allèle de stérilité, nous pouvons maintenir une lignée dont la moitié des plantes seraient stériles :

$$\underset{\text{stérile}}{aaaa} \times \underset{\text{fertile}}{Aaaa} \rightarrow \underset{\text{stérile}}{1/2\ aaaa} + \underset{\text{fertile}}{1/2\ Aaaa}$$

En sélectionnant la fraction stérile pour produire la génération suivante, on maintient une population comportant toujours la moitié des plantes stériles.

L'inconvénient majeur de ce système est qu'il oblige le producteur de semences $F_1$ à éliminer les plantes fertiles qui se trouvent parmi les plantes stériles.

Cette opération est malaisée si elle doit être effectuée à la floraison, à moins qu'un gène marqueur ne permette de trier les deux catégories de plantes plus tôt.

Si nous envisageons d'accumuler le nombre de loci de stérilité hétérozygotes

indépendants comme le suggère NIEUWHOF pour le Chou, le nombre de plantes fertiles à éliminer sera plus faible. Si $n$ loci sont à l'état triple récessif, la proportion de plantes fertiles dans la descendance des mâle-stériles sera $(1/2)^n$. Mais un tel système génétique ne serait pas facile à établir dans la pratique.

b) *Utilisation d'un allèle à dominance partielle.*

Ce serait une amélioration du système précédent, où le génotype *Aaaa* serait stérile dans les conditions de culture habituelles, mais produirait assez de pollen dans des conditions spécialement adaptées. Ce type d'allèles de stérilité existe certainement dans l'espèce.

c) *Multiplication végétative.*

C'est la solution que nous avons retenue pour le moment. Les bulbes formés à la base de la hampe florale ne permettent pas une multiplication à un rythme suffisant, même si l'on envisage d'augmenter le nombre de ces bulbes en coupant la hampe encore jeune (MESSIAEN et LEROUX). Par contre, comme le montre ANDREW (1951) avec l'Oignon, on peut induire la formation de bulbilles sur l'ombelle en coupant les pédoncules floraux avant floraison. Nos premiers essais montrent que les plantes de poireau réagissent de manières diverses à ce traitement, certaines formant jusqu'à 200 bulbilles, d'autres aucun.

Le problème essentiel que soulève ce mode de multiplication est celui de l'état sanitaire des clones. L'espèce est sensible à des nématodes qui se transmettent par les graines (*Ditylenchus dipsaci*). D'autre part, un (ou des) virus infecte cette plante et la rend plus fragile. Certaines lignées semblent posséder une bonne tolérance à cette maladie.

Les clones femelles doivent être bons producteurs de graines. La liaison qui existe entre stérilité mâle et femelle, n'est pas absolue, et certaines plantes $I_1$ mâle-stériles produisent jusqu'à 3 et 4 grammes de graines à Versailles.

Ces quantités restent insuffisantes pour une production économique de semences $F_1$. La prospection des plantes stériles dans les lignées $I_1$, nous permettra peut-être de trouver des plantes ayant une meilleure fertilité femelle. Sinon, il faut envisager d'utiliser comme femelles des hybrides $I_1 \times I_1$, dont les deux plantes parentes auraient une allèle de stérilité commun. Une plante mâle-stérile hybride serait alors multipliée végétativement.

Cette dernière éventualité pose le problème de l'homogénéité d'un hybride à trois voies. L'expérience pourra montrer si, dans certains cas, cette homogénéité est suffisante.

### 3. *Multiplication de la lignée mâle*

Quand on isole en cage, avec des insectes pollinisateurs, une trentaine de plantes d'une lignée $I_1$, le coefficient d'allogamie baisse bien au-dessous de 80 p. 100. On obtient une descendance qui est un mélange de $I_2$ et de Sibs. Dans la mesure où l'on peut séparer les deux types de plantes, on doit pouvoir « imiter » la panmixie, en ne conservant que les sibs comme parents de la génération suivante.

Chez les diploïdes, la panmixie conserve le coefficient de consanguinité initial d'une lignée. C'est ainsi que l'on multiplie en masse les $I_2$ ou $I_3$ d'oignons parents

d'hybrides $F_1$. Chez les tétraploïdes la multiplication en panmixie d'une lignée, fait augmenter le taux de consanguinité selon la formule de GALLAIS (1968 1 et 2) :

$$Fn = (F_0 - Fe)\left(\frac{1}{3}\right)^n + Fe$$

avec $n$ = nombre de générations de multiplication

$Fe$ = coefficient de consanguinité à l'équilibre

$$Fe = \frac{1 + 3\ Fo}{4}$$

$F_0$ étant le coefficient de consanguinité de la plante ayant donné naissance à la lignée.

« Dès la deuxième multiplication, l'équilibre sera pratiquement atteint. Mais la répartition des cinq états génotypiques sera très différente de celle de la plante de départ (calculs non publiés) ce qui peut avoir une influence sur l'aptitude à la combinaison (moindre si celle-ci est surtout « générale »). Dans ce cas, et même avec une certaine aptitude spécifique, il est possible d'envisager la multiplication sexuée de la lignée mâle » (GALLAIS, communication personnelle).

Pour nous la question essentielle est alors de savoir si un hybride dont le parent mâle est une lignée $I_1$, est assez homogène — cf. homogénéité des familles d'hybrides, page 227. Cette question se pose encore plus sérieusement dans le cas d'une lignée $I_1$ multipliée. Peut-être faudra-t-il donc aussi envisager de multiplier végétativement le parent mâle, pour obtenir un hybride suffisamment homogène.

Si ce système d'amélioration du Poireau paraît assez simple et si l'on peut être assuré de produire des variétés nouvelles intéressantes, on se rend compte que le problème essentiel du point de vue du producteur de semences, est celui de la multiplication des parents.

*Reçu pour publication en janvier 1970.*

## SUMMARY


### PRELIMINARY STUDIES FOR THE IMPROVEMENT OF LEEK *ALLIUM PORRUM* L. PROPOSAL FOR A BREEDING METHOD

Selfing in leek (*Allium porrum* L.) causes numerous recessive genes to appear, that are more or less lethal. Among thoses are genes responsible for male and female sterility.

The disjunctions observed in $I_1$ lines for male sterility agree with the tetrasomic type of inheritance. In some cases one gene alone can be held responsible for the character, the sterile genotype being tetrarecessive *aaaa*. In other cases two or three or more genes can cause sterility. In one variety (population) of leek, the frequency of a male sterile gene has been estimated in one instance : it is close to 0,18.

Female sterility is observed in inbred lines. Its occurrence is very frequent in $I_2$ lines. Female sterility seems linked with male sterility.

A very important loss of vigour is due to selfing ; the average vigour of $I_1$ lines is about 65 per 100 of the vigour of the populations. The $I_2$ lines are even weaker.

One striking feature of those lines is their uniformity.

Hybrids between $I_1$ plants show a good vigour, equivalent to the one of populations. Some of those hybrids are far above the average.

This hybrid vigour can be used in $F_1$ hybrid varieties. Male sterility would then help obtaining 100 per 100 hybrid progenies. For that it is suggested to develop clones of male sterile plants of good female fertility and good general combining ability.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDREW W. T., 1951. Vegetative reproduction of onions by the head set method. *Proc. amer. Soc. Hort. Sci.*, **58**, 208-12.

BERNINGER E., BURET Ph., 1967. Étude des déficients chlorophylliens chez deux espèces cultivées du genre *Allium* : l'oignon *A. Cepa* L. et le poireau *A. porrum* L. *Ann. Amélior. Plantes*, **17** (2), 175-194.

DEMARLY Y., 1963. Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes. *Ann. Amélior. Plantes*, **13** (4), 307-400.

GALLAIS A., 1967. Moyennes des populations tétraploïdes. *Ann. Amélior. Plantes*, **17** (3), 215-227.

GALLAIS A., 1968. (1). Évolution de la vigueur des variétés synthétiques tétraploïdes aux cours des générations de multiplication. I. — En régime de panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **18** (1), 5-15.

GALLAIS A., 1968 (2). Étude théorique et comparée de la vigueur de différentes structures variétales chez les plantes allogames autotraploïdes. *Ann. Amélior. Plantes*, **18** (2), 99-124.

LEVAN A., 1940. Meiosis of *Allium porrum*, a tetraploid species with chiasma localization. *Hereditas* **26**, 3-4, p. 454.

MESSIAEN C. M., LEROUX J. P., 1968. *Les alliums cultivés reproduits par voie végétative.* Station de Pathologie végétale du Sud-Est, Montfavet (Vaucluse) I. N. R. A. (polycopié).

MURIN A., 1964. Chromosome study in *Allium porrum* L. *Caryologia*, **17** (3), 575-578.

NIEUWHOF M. Research on male sterility in cole crops (*Brassica oleracea* L.) *Brassica meeting of Eucarpia*, 4-6, sept. 1968, *Wellesbourne England proceed.*, 8-10.

SCHWEISGUTH B., 1967. Preliminary studies for the improvement of leek, *Allium porrum* L. *Communication Eucarpia Allium symposium*, Vollebekk Norvège.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (2), 233-256.

# DESCRIPTION DES TRISOMIQUES DU PIMENT (*CAPSICUM ANNUUM* L.) OBTENUS DANS LA DESCENDANCE D'UNE PLANTE HAPLOÏDE

E. POCHARD

avec la collaboration technique de G. BREUILS

*Station d'Amélioration des Plantes maraîchères,*
*Centre de Recherches d'Avignon, 84 - Montfavet*
*Institut national de la Recherche agronomique*

RÉSUMÉ

Dans la descendance d'une plante haploïde autofécondée, on a obtenu 72 individus trisomiques, soit une proportion d'environ 2 p. 100 ; 65 d'entre eux ont pu être classés en 11 groupes correspondant à 11 des 12 trisomiques primaires possibles. Les caractéristiques essentielles de ces trisomiques sont données : comportement en méïose, transmission du chromosome supplémentaire, aspect et dimension des principaux organes à trois stades végétatifs différents.

## INTRODUCTION

Les trisomiques qui ont été isolés dans un assez grand nombre d'espèces (Datura, Maïs, Tomate, Cotonnier etc...) proviennent généralement de la descendance de plantes triploïdes. Dans certains cas, ils apparaissent spontanément à un faible taux au sein de larges populations diploïdes. Dans le cas du Piment, il a été possible de montrer (POCHARD, 1968) que de nombreux trisomiques sont présents dans la descendance de plantes haploïdes autofécondées, alors qu'il semble impossible d'obtenir des monosomiques qui sont très probablement inviables.

On sait que les trisomiques primaires permettent d'identifier les chromosomes porteurs de groupes de linkage ou de gènes connus. C'est ainsi que BLAKESLEE et ses collaborateurs (1923 à 1927) ont pu reconnaître les chromosomes porteurs des gènes white, swollen, curled et tricarpel chez *Datura stramonium*. MC CLINTOCK et HILL

(1931) puis EMERSON, BEADLE et FRASER (1935) ont pu identifier les chromosomes correspondant à 9 groupes de linkage connus chez le Maïs. Dès 1928 LESLEY a montré que le groupe de linkage I est situé sur le chromosome à satellite correspondant au trisomique A de la tomate. Par la suite RICK et BARTON (1953), sur cette même espèce, ont pu établir la relation entre neuf groupes de linkage et six chromosomes identifiables au stade pachytène. Plus de 150 gènes sont maintenant localisés.

La cytogénétique de *Capsicum annuum L.* est beaucoup moins bien connue que celle des espèces citées plus haut. Dans une récente revue LIPPERT, SMITH et BERGH (1966) signalent environ 50 gènes dont la transmission a été étudiée. Trois groupes de linkage sont connus avec suffisamment de précision : A-O-swl, C-up-pi et ce-fb. D'après ces auteurs, la littérature ne signale qu'un seul cas de trisomie chez le Piment. PAL et RAMANUJAM (1940) ont décrit deux plantes trisomiques issues d'une plante anormale, hautement stérile, en fécondation libre. Cette plante ne formait que des univalents et sa descendance comportait 6 diploïdes, 2 triploïdes et 2 trisomiques. Ces proportions sont comparables à celles que nous avons observées dans la descendance des plantes haploïdes. Il est alors permis de penser que la plante mère était, là aussi, haploïde.

On se propose, dans cet article, de donner les caractéristiques de 11 parmi les 12 trisomiques primaires possibles. Leur descendance a été étudiée pendant trois générations en autofécondation ou en croisement par des variétés portant des gènes marqueurs. Dans ce dernier cas, seule la $F_1$ a été observée, l'étude des générations ultérieures étant reportée à plus tard.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Tout le matériel végétal qui sera décrit provient de l'autofécondation d'une plante haploïde unique ($n = 12$) que l'on a multipliée par bouturage : PM 76 B. Cette plante est issue du cultivar *Doux-long-des-Landes*. Elle a été retenue à cause de sa fertilité inhabituelle : elle produisait en moyenne 2,3 graines par fruit soit environ cinq fois plus que la plupart des haploïdes trouvés dans d'autres cultivars. *Doux-long-des-Landes* est proche du *Piment-de-Cayenne* (dont il existe de très nombreuses variantes) mais il possède des fruits de plus grande taille et ne contient pas de capsaïcine. Chaque bouture haploïde peut produire une centaine de fruits et le nombre de boutures à un œil est pratiquement illimité si l'on a recours à plusieurs cycles successifs. Plusieurs dizaines de milliers de graines ont été obtenues en plaçant en isolement des lots de boutures haploïdes.

*Les mensurations de plantules et de plantes adultes* sont effectuées sur un semis unique, de façon à éviter l'intervention des facteurs climatiques qui jouent un grand rôle dans la morphogénèse. Les mensurations doivent cependant être étalées sur une quinzaine de jours car le rythme de développement diffère beaucoup d'un trisomique à l'autre. Des caractères aussi fluctuants que la hauteur des plantes ou le rendement n'ont pas été pris en considération car ils dépendent du nombre de fruits qui est lui-même conditionné par la fertilité des gamètes, toujours inférieure chez les trisomiques et parfois très faible. Le témoin diploïde est issu de l'auto-fécondation d'un rameau diploïde obtenu par traitement à la colchicine de boutures haploïdes.

*Les comptages chromosomiques* sont réalisés sur les méristèmes radiculaires. Le prétraitement consiste en un trempage dans une solution saturée de bromonaphthalène, en deux temps successifs : 1 heure 30 à 25° C, puis 6 heures à 3° C. ; le traitement à basse température a pour but de rendre les chromatides bien visibles ce qui permet de localiser sans peine le centromère. Le fixateur utilisé est le Carnoy (durée de fixation 18 heures). Après une hydrolyse de 10 minutes dans l'acide chlorhydrique normal, les racines sont portées dans le réactif de SCHIFF puis écrasées dans une goutte d'acide acétique à 40 p. 100. Toutes les préparations sont deshydratées puis montées au baume du Canada. Il est parfois procédé à la coloration du cytoplasme et du nucléole par le vert lumière dissout à saturation dans l'alcool absolu. Cette opération intervient au cours de la déshydratation, après un premier passage de la préparation dans l'alcool absolu ; elle est suivie d'un

lavage à l'alcool à 95° C. pour retirer tout excès de colorant. Il est ainsi possible de distinguer les contours cellulaires sans perte de contraste et de vérifier que l'écrasement n'a pas dispersé les chromosomes.

*L'examen des figures méiotiques* est réalisé au stade diacinèse. Les étamines reconnues au stade favorable par un examen rapide dans le carmin acétique sont fixées et colorées en masse, de la même façon que les racines. Elles sont écrasées avec ménagement après avoir été coupées en quatre fragments. La coloration au vert lumière est ici très utile car le cytoplasme des microsporocytes est plus intensément coloré que celui des cellules staminales. Le repérage des cellules mères est ainsi grandement facilité.

## LE CARYOTYPE DU PIMENT

Les différents auteurs ne sont pas d'accord sur la morphologie des chromosomes de *Capsicum annuum L.* Celà provient sans doute du fait qu'il existe des formes hybrides provenant de croisements spontanés par des espèces voisines comme *Capsicum chinense, Capsicum frutescens* ou *Capsicum pendulum.* Les observations faites à notre laboratoire sont en accord avec celles qui ont été publiées par OHTA (1960).

### *Chromosomes mitotiques*

On peut tout d'abord tenter d'identifier les chromosomes d'après leurs longueurs respectives à la métaphase. Nous donnons ci-dessous les longueurs (exprimées en microns puis en p. 100 du chromosome le plus long : I) des chromosomes de 2 plantes haploïdes appartenant aux cultivars *Doux-long-des-Landes* (DL) et *Yolo-Wonder* (YW). Les mensurations sont en effet plus faciles sur matériel haploïde car il y a moins de chevauchements entre chromosomes et chacun d'entre eux ne figure qu'une fois. Six plaques présentant un très bon étalement ont été examinées, et les chromosomes ont été classés par ordre de longueur décroissante.

| | I | (II) | (III) | (IV) | (V) | (VI) | (VII) | (VIII) | (IX) | (X) | XI | XII | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| DL... | 3,17 | 2,92 | 2,65 | 2,52 | 2,42 | 2,30 | 2,28 | 2,18 | 2,12 | 2,02 | 1,72 | 1,60 | ± 0,04 |
| YW... | 3,15 | 2,76 | 2,62 | 2,50 | 2,44 | 2,38 | 2,30 | 2,22 | 2,17 | 2,02 | 1,75 | 1,60 | ± 0,05 |

| | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| DL... | 100 | 92 | 84 | 79 | 76 | 73 | 72 | 69 | 67 | 64 | 54 | 51 | p. 100 de I |
| YW... | 100 | 88 | 83 | 79 | 77 | 76 | 73 | 70 | 69 | 64 | 56 | 51 | p. 100 de I |

Les caryotypes des deux cultivars semblent identiques bien que les chromosomes de *Yolo-Wonder*, comme ceux des autres types à gros fruit, soient plus intensément colorables et plus épais que ceux des types à petit fruit. Dans les deux cas, seuls les chromosomes I, XI et XII peuvent être reconnus à leur longueur relative, sur presque toutes les plaques examinées. Par contre les chromosomes III à IX sont si régulièrement échelonnés qu'il est impossible de savoir si la longueur apparente recouvre bien la longueur réelle et si le classement réalisé n'est pas arbitraire.

En ce qui concerne la position du centromère, tous les chromosomes, sauf XI et XII, sont métacentriques ou submétacentriques (chromosome I).

Pratiquement, on peut identifier facilement les chromosomes I, XI et XII par les critères suivants :

I : grande taille, présence d'une constriction secondaire sur chacun des bras, : particulièrement nette sur le bras le plus long. Ce trait est surtout visible au cours de la prophase.

XI : petite taille, centromère subterminal.

XII : petite taille, centromère subterminal, bras court intensément colorable et portant un satellite de très petite dimension ; ce chromosome est porteur de l'organisateur du nucléole, ainsi que l'indique SHOPOVA (1966). D'après cet auteur l'un des chromosomes métacentriques porterait aussi un organisateur du nucléole mais nous n'avons pu vérifier ce fait.

Une partie de ces traits est reproduite sur la photo 1.

### *Chromosomes méiotiques*

Les irrégularités de méiose ne sont pas rares chez le Piment (VAZART, 1950 ; SHOPOVA, 1960). D'après nos propres observations, elles sont souvent d'origine trophique car elles se manifestent surtout sur les plantes âgées ou poussant dans de mauvaises conditions. Il convient donc d'effectuer les préparations sur des boutons floraux récoltés sur des plantes jeunes et sur des rameaux de grande vigueur.

Au stade diacinèse, il est souvent possible d'identifier à nouveau les chromosomes I, XI et XII, le premier grâce à la présence des constrictions secondaires, les derniers parce qu'ils possèdent sur le bras long un prolongement hétérochromatique, plus long chez le XI (voir photo 2).

Il n'a pas été possible d'étudier le stade pachytène comme cela a été réalisé chez la tomate (BARTON, 1950). A ce stade, chez le Piment, les figures sont confuses et peu colorables.

## ORIGINE DES TRISOMIQUES

### *Méiose des plantes haploïdes*

Les trisomiques qui seront décrits étant issus d'une plante haploïde, nous donnerons une interprétation succincte du mécanisme qui permet, chez les haploïdes, la formation de gamètes à 12 et 13 chromosomes dont l'union produit un trisomique.

Nous n'avons pas à décrire en détail la méiose des haploïdes de Piment car elle a déjà été étudiée par CHRISTENSEN et BAMFORD (1943). Nous pouvons cependant compléter les observations de ces auteurs sur certains points. Il ne se forme jamais, à notre avis, de véritables bivalents au cours de la première division, mais des associations secondaires assez lâches par deux, trois ou davantage. D'une manière générale, la polarité semble perturbée (faible déplacement des chromosomes vers les pôles en anaphase I) ainsi que le déroulement séquentiel des différentes étapes de la méiose. Cela aboutit le plus souvent à la formation de micronucléi en T II, puis de microspores à plusieurs noyaux qui dégénèrent rapidement. On peut cependant observer des cas

(approximativement 1 p. 100 des cellules mères) où la seconde division se déroule « normalement » car les 12 chromosomes sont restés groupés au cours de la première division. On observe alors la formation de « diades » au lieu de tétrades et il apparaît deux grains de pollen normaux. Une variante de ce processus intervient lorsqu'un seul chromosome migre à un pôle en anaphase I, les 11 autres demeurant groupés. Au cours de la seconde division, 11 chromatides vont migrer de part et d'autre de la plaque métaphasique. Il peut alors arriver que l'un des noyaux fils formés en T II englobe les deux chromatides issues du chromosome qui a migré à la première division. On assiste alors à la formation d'une « diade » dissymétrique 11-13 qui donnera un gamète nullisomique et l'autre disomique. De même, on peut prévoir la formation de gamètes 9-15. Une autre évidence cytologique est la formation de noyaux de restitution englobant les 24 chromatides. On a alors une « monospore » de grande taille donnant naissance à un gamète diploïde. Nous verrons ci-dessous que ces faits se traduisent par la formation en $I_1$ d'une majorité de plantes diploïdes, mais aussi de plantes aneuploïdes comportant 25 à 37 chromosomes, toutes les autres combinaisons étant inviables.

### *Fréquence d'apparition des trisomiques dans la descendance de PM 76 B autofécondé*

Le comptage systématique des chromosomes mitotiques de 250 plantules a montré que tous les individus de phénotype normal étaient diploïdes. On a donc, par la suite, effectué les comptages chromosomiques sur les seules plantules de phénotype anormal, soit environ 20 p. 100 des échantillons de plantes levées (le taux de germination variait de 70 à 80 p. 100). Les résultats suivants ont été obtenus sur un échantillon de 680 plantes :

| *Nombre de chromosomes* .. | *12* | *24* | *25* | *26,27,28* | *35,36,37* | Total |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Nombre de plantes* ..... | 3 | 634 | 13 | 11 | 19 | 680 |
| *Pourcentage* ..... | 0,44 | 93,3 | 1,91 | 1,62 | 2,80 | 100 |

Sur un ensemble de 2 500 plantes on a isolé 49 trisomiques, et sur un échantillon supplémentaire de 1 000 plantes 23 autres, soit au total 72 trisomiques, (2,06 p. 100 des plantes levées).

### *Classement des trisomiques d'après leur phénotype et celui de leurs descendants*

L'ensemble du matériel ainsi obtenu se classait assez aisément en plus de 12 groupes phénotypiques. Il était donc probable que l'on n'avait pas seulement obtenu des trisomiques primaires mais aussi des trisomiques secondaires ou tertiaires. On a alors admis que seuls les trisomiques primaires donneraient dans leur descendance (et dans des proportions déterminées) des plantes de trois types : normales, trisomiques semblables à la plante mère et tétrasomiques. Par contre les deux autres cas donneraient des plantes à 24 chromosomes anormales du fait de la substitution du chromosome remanié au chromosome normal dans une fraction de la descendance. Appliquant ce principe, il ne restait plus que 65 plantes réparties en 11 groupes phénotypiques différents.

Ces 11 groupes ont reçu des noms de code représentant une gamme de couleurs.

Dans la majorité des cas, ce nom évoque une particularité des plantes correspondantes. Nous en donnons la liste ci-dessous.

| | | |
|---|---|---|
| VI | = *Tris. Violet* | Anthères violacées |
| IN | = *Tris. Indigo* | Anthères bleutées |
| BL | = *Tris. Bleu* | Feuillage vert-bleuté |
| VE | = *Tris. Vert* | Feuillage d'un vert intense |
| JA | = *Tris. Jaune* | Feuillage jaunâtre |
| OR | = *Tris. Orangé* | Fruit rouge-orangé à maturité |
| RO | = *Tris. Rouge* | Fruit rouge sombre à maturité |
| PO | = *Tris. Pourpre* | Dénomination arbitraire |
| NO | = *Tris. Noir* | Fruit vert sombre avant maturité |
| BR | = *Tris. Brun* | Étamines jaune-brunâtre |
| BI | = *Tris. Bistre* | Dénomination arbitraire. |

Le témoin diploïde possède des étamines jaunes bordées de bleu, des feuilles d'un vert moyen et des fruits rouge vif à maturité.

Ces trisomiques sont apparus dans les proportions suivantes :

| | *VI* | *IN* | *BL* | *VE* | *JA* | *OR* | *RO* | *PO* | *NO* | *BR* | *BI* | Total |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Fréquence .... | 11 | 9 | 13 | 9 | 6 | 5 | 4 | 1 | 3 | 3 | 1 | 65 |
| P. 100 ..... | 17 | 14 | 20 | 14 | 9 | 8 | 6 | 1,5 | 4,5 | 4,5 | 1,5 | 100 |

Parmi les trisomiques supposés « non primaires », un seul est apparu à plusieurs reprises (quatre fois) sous des formes d'ailleurs légèrement différentes. Ce matériel donnait une descendance très hétérogène ne comportant pas de trisomiques identiques aux plantes mères. L'étude de la méiose a montré la formation fréquente de pentavalents, ce qui indique qu'il s'agissait vraisemblablement d'un trisomique tertiaire (*Tris. Blanc*).

Il est à remarquer que tous les trisomiques classés comme « non primaires » présentaient un phénotype très anormal et une très faible fertilité. Ces deux faits permettaient à eux seuls de les distinguer des trisomiques primaires.

Les plantes à 26 chromosomes qui étaient fertiles ont donné des descendants trisomiques appartenant à tous les types de trisomiques primaires sauf PO.

### *Méiose des trisomiques*

L'observation de la méiose a montré que les 11 trisomiques décrits sommairement plus haut étaient bien des trisomiques primaires. Au stade diacinèse on n'a observé, en effet, que des trivalents ou des univalents, les premiers n'étant jamais en anneau comme on peut l'attendre des trisomiques secondaires.

Le rapport du nombre de plaques présentant un univalent au nombre de plaques possédant un trivalent est très variable suivant les cas (moyenne de 15 à 20 observations) :

| | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| VI | 0,17 | IN | 0,55 | BL | 0,25 | VE | 0,28 | JA | 0,09 | OR 0,48 |
| RO | 0,50 | PO | | NO | 0,25 | BR | 0,30 | BI | 0,11 | |

Pour PO aucun dénombrement n'a pu être effectué car les associations méiotiques sont très lâches et il apparaît de nombreux univalents dans la plupart des plaques.

### *Essai d'identification du chromosome supplémentaire*

Nous avons vu au chapitre précédent qu'il n'était possible d'identifier que trois chromosomes, en utilisant les méthodes courantes. C'est pourquoi seuls les trisomiques correspondant aux chromosomes I, XI et XII sont maintenant connus :

Tri. I = *Violet* (VI), Tri. XI = *Jaune* (JA), Tri. XII = *Pourpre* (PO)

Cette identification a été effectuée à la fois sur les mitoses (photos 3, 5 et 7) et sur les méioses (photos 4, 6 et 8).

## TRANSMISSION DU CHROMOSOME SUPPLÉMENTAIRE

### *Transmission en autofécondation*

On a reporté au tableau I les fréquences d'apparition des aneuploïdes (trisomiques et tétrasomiques confondus) dans la descendance des trisomiques soumis à l'autofécondation. Les observations ont été faites deux années consécutives. Une légère discordance apparaît entre les notations de 1967 et 1968 pour les Tris. BI, et RO (les proportions sont plus faibles en 1968) mais, dans l'ensemble, chaque trisomique présente un taux caractéristique. Le tri des plantes normales et aneuploïdes a été réalisé d'après le phénotype des plantules au stade 4 à 5 feuilles. Les cas douteux ont été observés cytologiquement. Sans comptage systématique, il est impossible, à ce stade précoce, de distinguer trisomiques et tétrasomiques, mais nous savons que ces derniers apparaissent rarement et sont peu viables. Par l'observation cytologique des plantes les plus anormales, parmi lesquelles se trouvent les tétrasomiques, on a pu isoler ces derniers dans quatre descendances, dans les proportions approximatives suivantes : IN 3 p. 100, VE 4 p. 100, JA 1 p. 100, BR 2 p. 100.

Il est possible d'observer occasionnellement, dans les diverses descendances, des trisomiques autres que celui qui est attendu. Ce phénomène est surtout évident pour la descendance de PO, qui comporte environ 2 p. 100 de trisomiques divers. On a pu ainsi, à partir de PO, obtenir à nouveau des échantillons de tous les trisomiques, excepté BI. Nous avons vu plus haut que, chez ce trisomique, les associations en $M_I$ étaient très lâches. Nous savons aussi que le chromosome XII porte l'organisateur du nucléole et c'est peut-être là l'origine des anomalies méiotiques constatées.

### *Transmission par la voie femelle*

Comme l'indique le tableau 2, la proportion de trisomiques qui apparaît par la voie femelle ne diffère pas sensiblement de la proportion observée en autofécondations. On peut donc en conclure que la transmission par la voie mâle, qui n'a pas été testée directement, intervient peu fréquemment. On remarque que IN et RO donnent des résultats proches de la répartition théorique 1 : 1 (50 p. 100 de trisomiques). Les taux de transmission les plus faibles sont de l'ordre de 10 à 15 p. 100, sauf pour VI (chromosome I) : 5 p. 100 environ. Pour ce dernier, on dispose seulement d'une estimation sur divers petits échantillons, car les fruits donnent peu de graines. Dans l'analyse reportée au tableau 2, les descendants de VI ne figuraient pas.

TABLEAU I

*Fréquence d'apparition des trisomiques et tétrasomiques (confondus) dans la descendance des trisomiques soumis à l'autofécondation*

| Trisomique | Fréquence | | Pourcentage | |
|---|---|---|---|---|
| | 1967 | 1968 | 1967 | 1968 |
| Violet | 14/421 | 10/213 | 3 ± 0,9 | 5 ± 1,5 |
| Indigo | 92/197 | 153/322 | 47 ± 3,6 | 47 ± 2,8 |
| Bleu | 100/328 | 44/276 | 30 ± 2,8 | 17 ± 2,2 |
| Vert | 111/341 | 80/263 | 33 ± 2,7 | 30 ± 2,9 |
| Jaune | 44/193 | 57/288 | 23 ± 3,1 | 20 ± 2,4 |
| Orangé | 38/197 | 31/285 | 19 ± 2,8 | 11 ± 1,4 |
| Rouge | 118/231 | 105/290 | 51 ± 3,3 | 36 ± 2,8 |
| Pourpre | 17/267 | 18/323 | 6 ± 1,5 | 6 ± 1,3 |
| Noir | 31/160 | 71/319 | 19 ± 3,1 | 22 ± 2,3 |
| Brun | 74/209 | 90/272 | 35 ± 3,3 | 33 ± 2,9 |
| Bistre | — | 8/201 | — | 4 ± 1,4 |

TABLEAU 2

*Taux de transmission du chromosome supplémentaire par la voie femelle, dans le croisement des trisomiques par le cultivar* Nigrum.

| Trisomique | Fréquence | Pourcentage |
|---|---|---|
| Violet | non observé | non observé |
| Indigo | 48/103 | 47 ± 4,9 |
| Bleu | 11/65 | 17 ± 4,7 |
| Vert | 42/132 | 32 ± 4,1 |
| Jaune | 28/99 | 28 ± 4,4 |
| Orange | 9/76 | 12 ± 3,7 |
| Rouge | 55/107 | 51 ± 4,9 |
| Pourpre | 15/146 | 10 ± 2,5 |
| Noir | 6/18 | 33 ± 11,2 |
| Brun | 14/65 | 22 ± 5,1 |
| Bistre | 5/33 | 15 ± 6,2 |

*Nombre de graines par fruit*

Le comptage systématique du nombre de graines par fruit n'a été effectué que sur les plantes en autofécondation. On constate que le nombre de graines est toujours plus faible chez les trisomiques, puisqu'il varie, en moyenne, de 20 à 94 alors que le témoin diploïde produit en moyenne 120 graines par fruit (le nombre de fruits observés était de 30 à 100 par lot). Si l'on compare le poids moyen du fruit au nombre de graines on constate une liaison statistique entre les deux caractères ($r = 0{,}68$, significatif au niveau 5 p. 100.) Si l'on excepte les valeurs relatives au Tris. NO, on observe un

coefficient de corrélation de 0,88 significatif au niveau 1 p. 100. On a reporté ces valeurs, classées en ordre décroissant et exprimées en pourcent du témoin, à la figure 1. La courbe relative au nombre de graines par fruit est presque parallèle à celle qui concerne le poids moyen du fruit. L'exception constituée par NO apparaît très nettement.

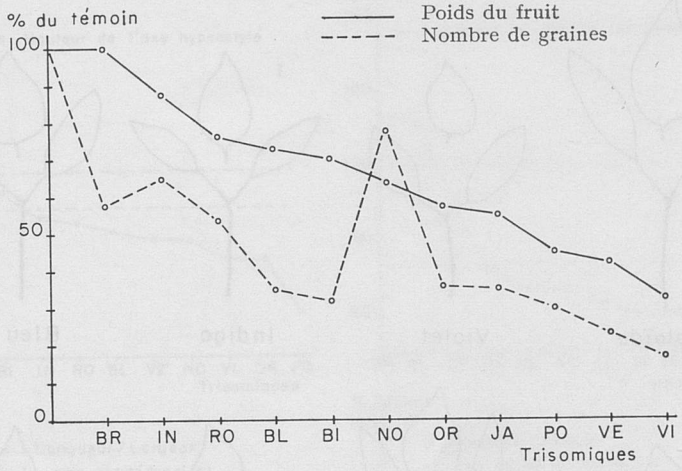



FIG. 1. — *Variation du poids moyen du fruit et du nombre de graines par fruit chez les trisomiques, en pourcent du témoin diploïde.*

Les trisomiques sont classés par poids de fruit décroissant
Valeurs du témoin = 120 graines pour un fruit de 13,4 g
Moyennes de 30 à 100 fruits

## MORPHOLOGIE DES TRISOMIQUES

### *Caractères des plantules*

Dès l'étalement des deux premières feuilles, il est possible de reconnaître les plantes aneuploïdes avec une assez grande sécurité. L'observation des stades ultérieurs permet de trancher les cas douteux. Les trisomiques les plus délicats à trier sont VI, PO et BI. Dans quelques cas (BL, RO) l'ensemble des plantules semble curieusement retenir certains traits de la plante mère, mais il s'agit d'un phénomène fugace : les plantes euploïdes présentent par la suite un phénotype tout à fait normal.

La figure 2 reproduit schématiquement les caractéristiques juvéniles des trisomiques comparées à celles du témoin diploïde.

On remarque que la longueur de l'axe hypocotylé est généralement réduite, sauf chez JA et BR. La surface des cotylédons est toujours plus faible. Dans certains cas, la symétrie est perturbée (VI, BL, OR, NO, BI).

Sur la figure 3, on a reporté les valeurs moyennes observées pour quatre caractères mesurables sur les plantules. Elles sont exprimées en pourcent du témoin. Pour faciliter la lecture, les trisomiques sont classés par valeur décroissante.

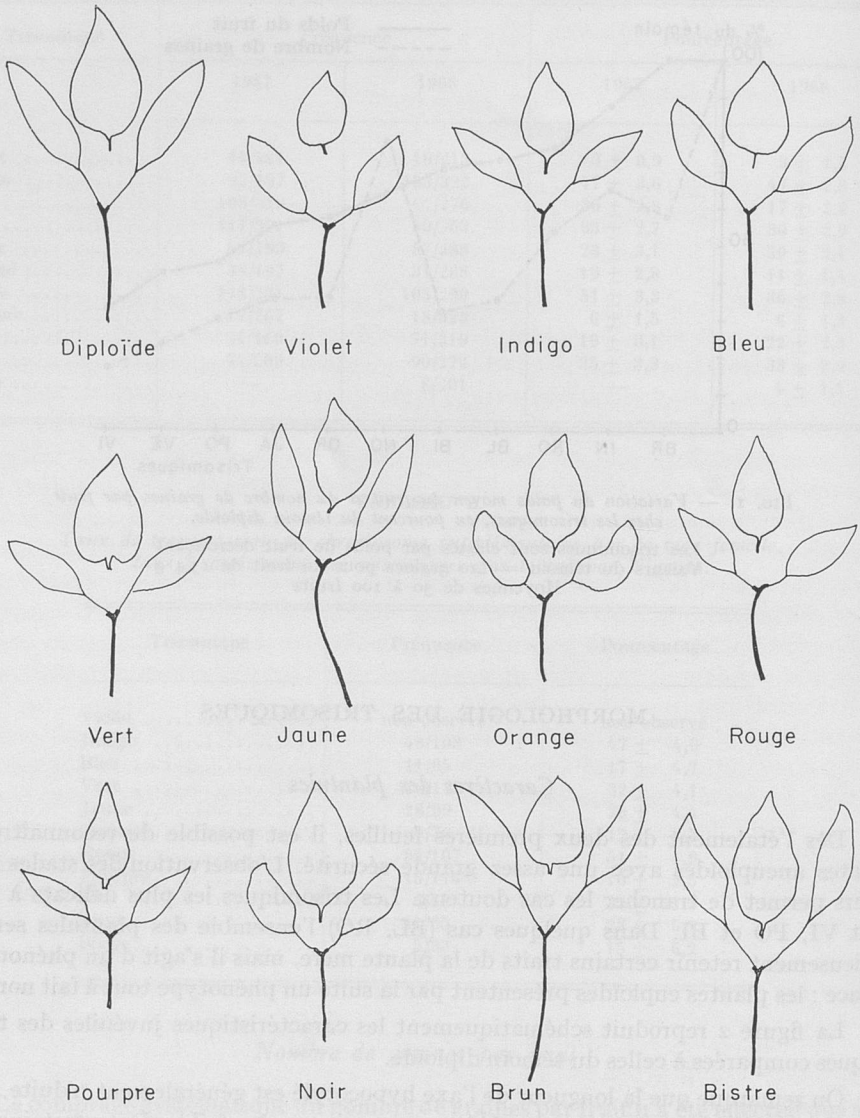



FIG. 2. — *Reproduction schématique des plantules des trisomiques au stade deux feuilles étalées* L'axe hypocotylé, les cotylédons et la 2e feuille sont reproduits à l'échelle 1/2.

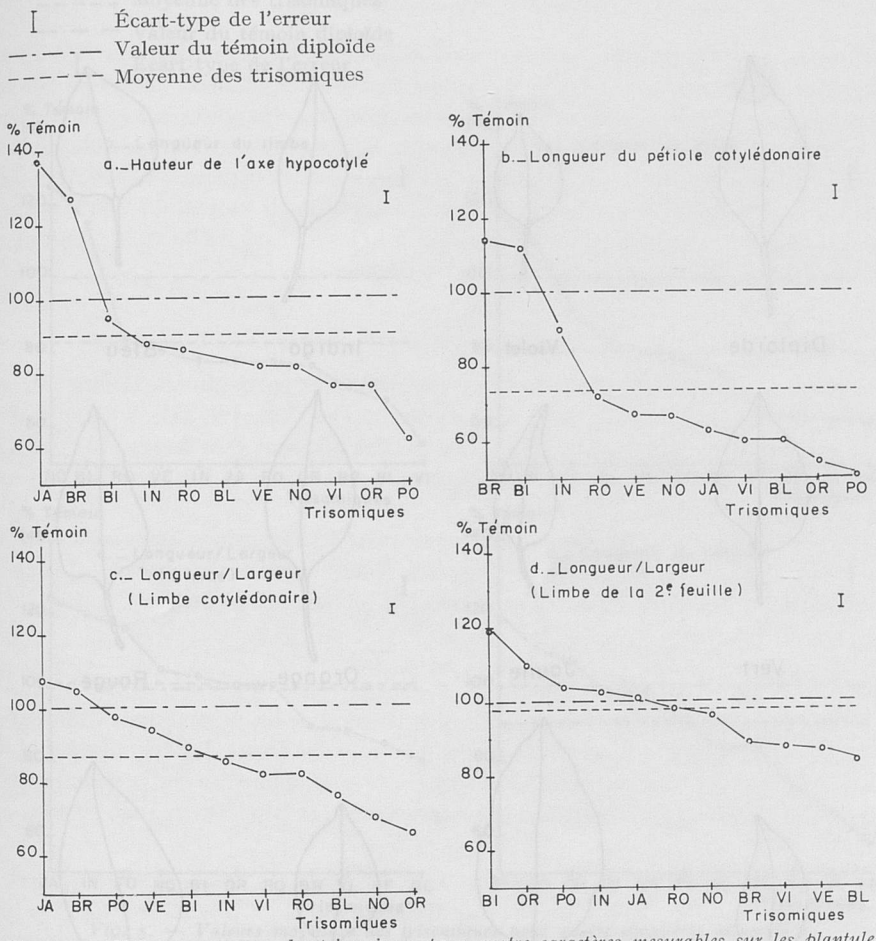



FIG. 3. — *Valeurs moyennes des trisomiques pour quatre caractères mesurables sur les plantules exprimées en pourcent du témoin diploïde*

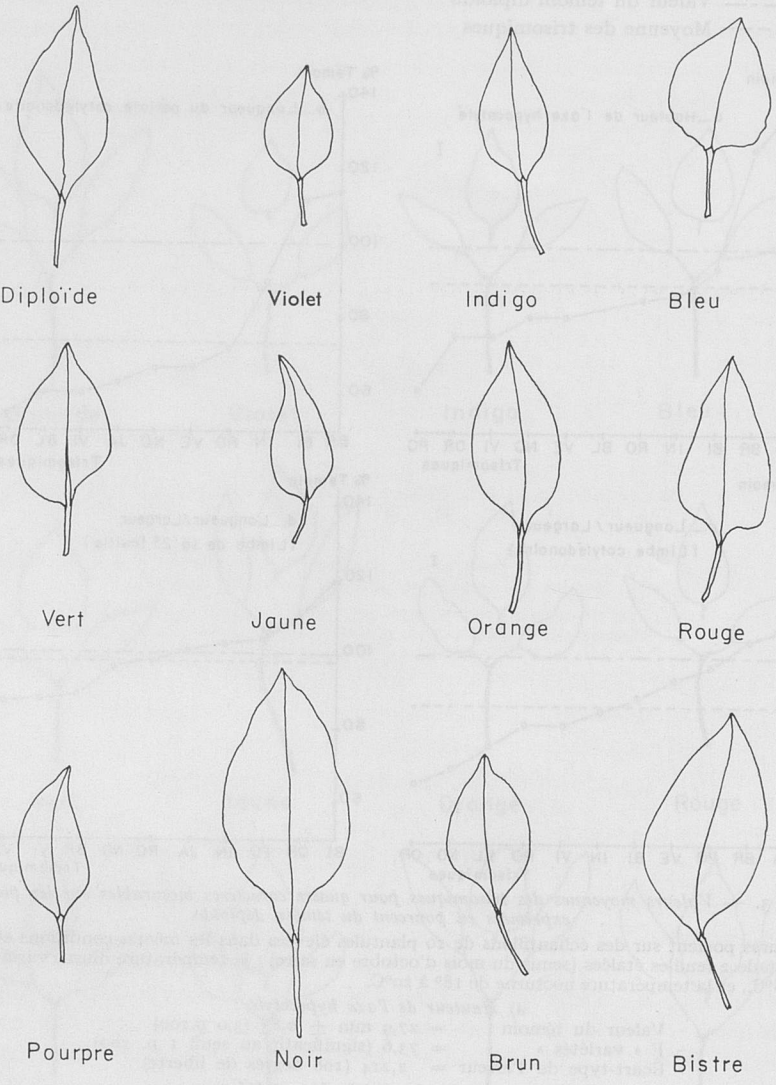
Les mesures portent sur des échantillons de 10 plantules élevées dans les mêmes conditions et arrachées au stade 2 feuilles étalées (semis du mois d'octobre en serre) ; la température diurne variait de 22°C. à 28°C., et la température nocturne de 18° à 20°C.

a) *Hauteur de l'axe hypocotylé* :
Valeur du témoin = 27,9 mm ± 0,83 (3,0 p.100)
F « variétés » = 73,6 (significatif au seuil 1 p. 100)
Écart-type de l'erreur = 2,214 (108 degrés de liberté)

b) *Longueur du pétiole des cotylédons*
Valeur du témoin = 12,9 mm ± 0,40 (3,1 p. 100)
F « variétés » = 72,4 (significatif au seuil 1 p. 100)
Écart-type de l'erreur = 1,076

c) *Rapport longueur/largeur du limbe cotylédonaire* :
Valeur du témoin = 3,31 ± 0,076 (2,3 p. 100)
F « variétés » = 48,7 (significatif au seuil 1 p. 100)
Écart-type de l'erreur = 0,204

d) *Rapport longueur/largeur du limbe de la 2e feuille* :
Valeur du témoin = 1,82 ± 0,005 (2,8 p. 100)
F « variétés » = 15,4 (significatif au seuil 1 p. 100)
Écart-type de l'erreur = 0,136




Échelle 3/10

FIG. 4. — *Reproduction schématique des feuilles adultes des trisomiques*
Les feuilles sont prélevées au niveau de fleurs au stade de l'anthèse, sur la partie moyenne des rameaux principaux.

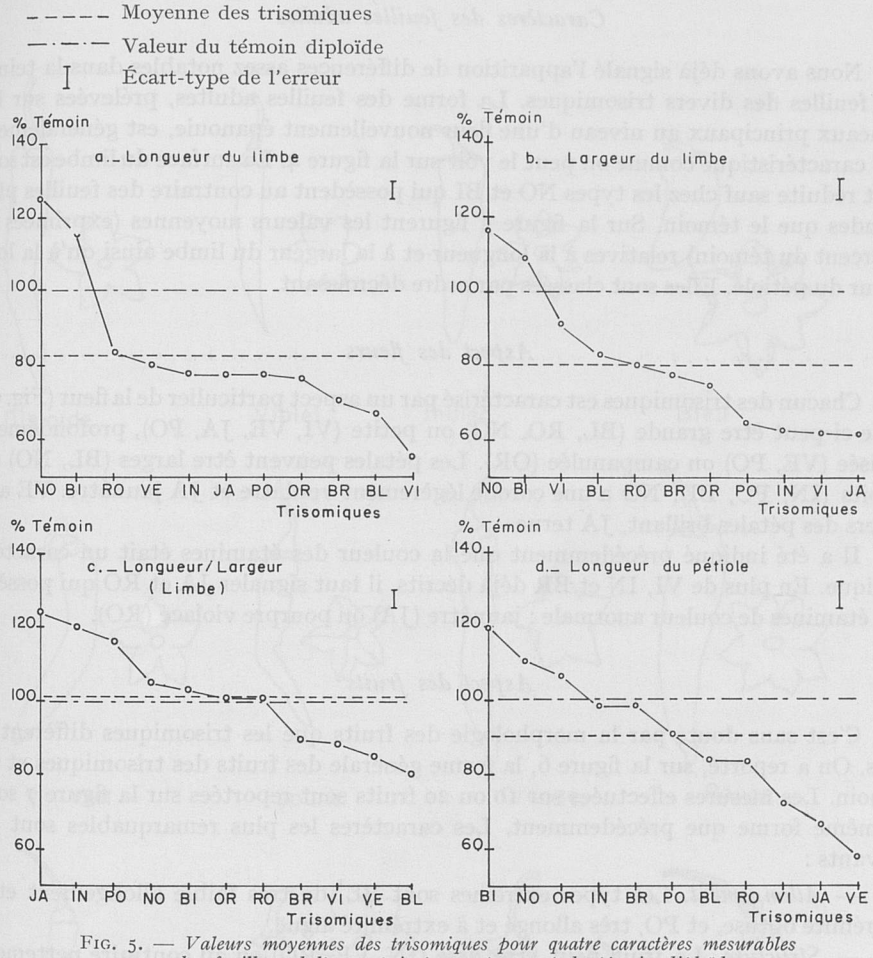



FIG. 5. — *Valeurs moyennes des trisomiques pour quatre caractères mesurables sur les feuilles adultes, exprimées en pourcent du témoin diploïde*

a) *Longueur du limbe*

Valeur du témoin = 106,0 mm ± 4,3 (4,1 p. 100)
F « variétés » = 23,4 (significatif au seuil 1 p. 100)
F « répétitions » = 12,8 (significatif au niveau 1 p. 100)
Écart-type de l'erreur = 7,50 (22 degrés de liberté)

b) *Largeur du limbe*

Valeur du témoin = 51,7 mm ± 2,8 (5,4 p. 100)
F « variétés » = 12,3 (significatif au seuil 1 p. 100)
F « répétitions » = 4,6 (significatif au niveau 5 p. 100)
Écart-type de l'erreur = 4,79

c) *Rapport longueur/largeur du limbe*

Valeur du témoin = 2,10 ± 0,10 (4,9 p. 100)
F « variétés » = 7,9 (significatif au seuil 1 p. 100)
F « répétitions » = 1,8 (non significatif)
Écart-type de l'erreur = 0,178

d) *Longueur du pétiole*

Valeur du témoin = 32,0 mm ± 2,14 (7,4 p. 100)
F « variétés » = 6,3 (significatif au seuil 1 p. 100)
F « répétitions » = 17,0 (significatif au niveau 1 p. 100)
Écart-type de l'erreur = 4,09

*Caractères des feuilles adultes*

Nous avons déjà signalé l'apparition de différences assez notables dans la teinte des feuilles des divers trisomiques. La forme des feuilles adultes, prélevées sur les rameaux principaux au niveau d'une fleur nouvellement épanouie, est généralement très caractéristique comme on peut le voir sur la figure 4. La surface du limbe est souvent réduite sauf chez les types NO et BI qui possèdent au contraire des feuilles plus grandes que le témoin. Sur la figure 5 figurent les valeurs moyennes (exprimées en pourcent du témoin) relatives à la longueur et à la largeur du limbe ainsi qu'à la longueur du pétiole. Elles sont classées par ordre décroissant.

*Aspect des fleurs*

Chacun des trisomiques est caractérisé par un aspect particulier de la fleur (Fig. 6). Celle-ci peut être grande (BL, RO, NO) ou petite (VI, VE, JA, PO), profondément divisée (VE, PO) ou campanulée (OR). Les pétales peuvent être larges (BL, NO) ou étroits (IN, PO, BI). NO a une corolle légèrement verdâtre et JA jaunâtre. VE a le revers des pétales brillant, JA terne.

Il a été indiqué précédemment que la couleur des étamines était un caractère typique. En plus de VI, IN et BR déjà décrits, il faut signaler JA et RO qui possède des étamines de couleur anormale : jaunâtre (JA) ou pourpre violacé (RO).

*Aspect des fruits*

C'est sans doute par la morphologie des fruits que les trisomiques diffèrent le plus. On a reporté, sur la figure 6, la forme générale des fruits des trisomiques et du témoin. Les mesures effectuées sur 10 ou 20 fruits sont reportées sur la figure 7 sous la même forme que précédemment. Les caractères les plus remarquables sont les suivants :

— *Allongement.* Les types extrêmes sont BL, de très faible allongement et à extrémité obtuse, et PO, très allongé et à extrémité aiguë.

— *Structure.* Le fruit peut être lisse (IN, VE, RO) ou au contraire nettement strié, plissé ou cannelé (JA, NO, BR). Les témoins sont légèrement pliés et striés.

— *Calice.* Il est nettement hypertrophié chez OR et BI, très réduit au contraire chez BL.

— *Pédoncule.* Le pédoncule est très long chez BR et BI, très court chez BL et VE. L'attache pédonculaire est en creux chez BR, mais au contraire en relief chez VI, PO et BI.

*Aspect général des plantes*

On peut observer de grandes différences dans le port, la teinte générale, la villosité, l'intensité et la répartition des pigments anthocyaniques. Nous noterons seulement les cas les plus remarquables.

— *Longueur des entre-nœuds.* Le cas extrême est BI qui possède des entrenœuds très longs. Comme la plante porte peu de fruits, sa taille peut atteindre plus du double de celle du témoin (1 m 60 contre 0 m 70). Par contre PO et surtout BL ont des entrenœuds très courts et la taille des plantes est fort réduite.

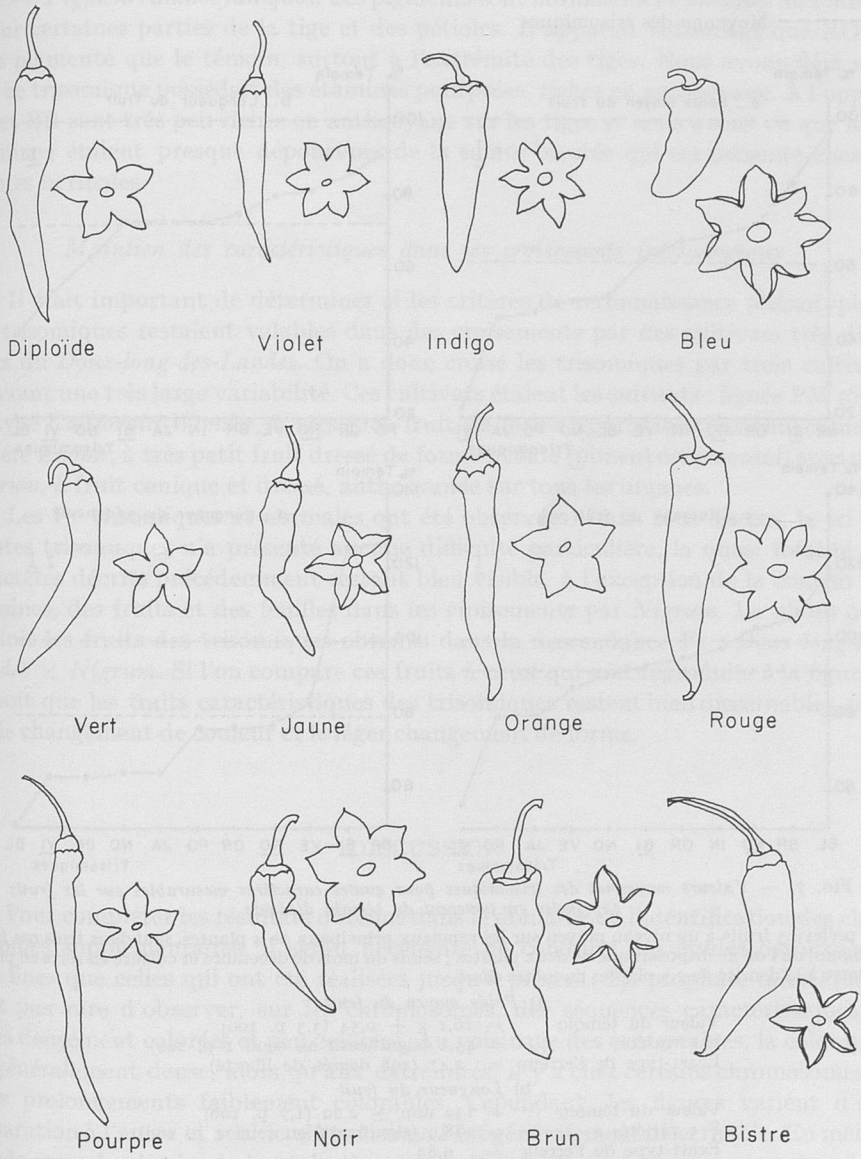



FIG. 6. — *Reproduction schématique des fleurs et des fruits des trisomiques*
Échelle 1/2 pour les fleurs
Échelle 3/10 pour les fruits

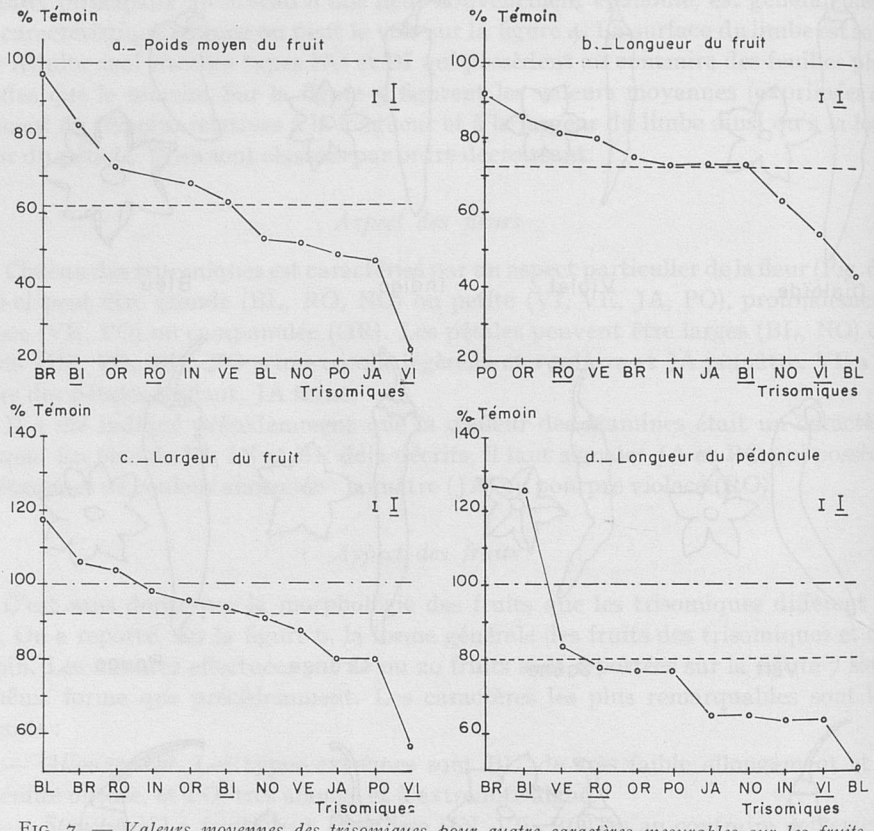



FIG. 7. — *Valeurs moyennes des trisomiques pour quatre caractères mesurables sur les fruits exprimées en pourcent du témoin diploïde*

On a prélevé 5 fruits à un niveau moyen sur les rameaux principaux de 4 plantes, sauf dans trois cas (soulignés) où l'on ne disposait que de deux plantes ; semis du mois de décembre et culture en serre en pleine terre à la densité de 2,5 plantes au mètre carré.

a) *Poids moyen du fruit*

Valeur du témoin = 16,1 g ± 0,54 (3,3 p. 100)
F « variétés » = 45,1 (significatif au seuil 1 p. 100)
Écart-type de l'erreur = 2,41 (198 degrés de liberté)

b) *Longueur du fruit*

Valeur du témoin = 132 mm ± 2,20 (1,7 p. 100)
F « variétés » = 88,9 (significatif au seuil 1 p. 100)
Écart-type de l'erreur = 9,82

c) *Largeur du fruit*

Valeur du témoin = 20,8 mm ± 0,52 (2,5 p. 100)
F « variétés » = 41,6 (significatif au seuil 1 p. 100)
Écart-type de l'erreur = 2,30

d) *Longueur du pédoncule*

Valeur du témoin = 38,9 mm ± 0,88 (2,3 p. 100)
F « variétés » = 118,7 (significatif au seuil 1 p. 100)
Écart-type de l'erreur = 3,94

— *Villosité.* On peut noter une très forte villosité chez JA et RO mais, au contraire, une villosité inférieure à la normale chez VI et VE.

— *Pigments anthocyaniques.* Ces pigments sont normalement localisés aux nœuds et sur certaines parties de la tige et des pétioles. Il apparaît nettement que RO est plus pigmenté que le témoin, surtout à l'extrémité des tiges. Nous avons déjà noté que ce trisomique possédait des étamines pourprées, riches en anthocyane. A l'opposé JA et BR sont très peu riches en anthocyane sur les tiges et nous avons vu que leurs étamines étaient presque dépourvues de la teinte bleutée qui est présente chez les plantes normales.

### *Maintien des caractéristiques dans les croisements intervariétaux*

Il était important de déterminer si les critères de reconnaissance phénotypique des trisomiques restaient valables dans des croisements par des cultivars très différents du *Doux-long-des-Landes*. On a donc croisé les trisomiques par trois cultivars couvrant une très large variabilité. Ces cultivars étaient les suivants : lignée PM 165. 5 de type *California Wonder*, à très gros fruit de forme approximativement cubique, variété *Enomi*, à très petit fruit dressé de forme ovoïde (piment ornemental) et variété *Nigrum*, à fruit conique et dressé, anthocyanée sur tous les organes.

Les F1 trisomiques et normales ont été observées. Dans tous les cas, le tri des plantes trisomiques n'a présenté aucune difficulté particulière, la quasi totalité des caractères décrits précédemment restant bien visible, à l'exception de la couleur des étamines, des fruits et des feuilles dans les croisements par *Nigrum*. La photo 9 reproduit les fruits des trisomiques obtenus dans la descendance F1 : *Doux-long-des-Landes* × *Nigrum*. Si l'on compare ces fruits à ceux qui sont reproduits à la figure 6, on voit que les traits caractéristiques des trisomiques restent bien discernables, malgré le changement de couleur et le léger changement de forme.

## DISCUSSION

Pour compléter les résultats obtenus dans le domaine de l'identification des chromosomes supplémentaires, il serait nécessaire de conduire des études cytologiques plus fines que celles qui ont été réalisées jusqu'à présent. En prophase mitotique, il n'est pas rare d'observer, sur les chromosomes, des séquences caractéristiques de zones densément colorées et peu colorées. Au voisinage des centromères, la coloration est généralement dense, alors qu'aux extrémités, il y a chez certains chromosomes de longs prolongements faiblement colorables. Cependant, les figures varient d'une préparation à l'autre et seul le chromosome I est généralement discernable. En méiose l'étude approfondie du stade pachytène pourrait apporter une réponse plus sûre, dans la mesure où il est possible de distinguer les trivalents à ce stade précoce. On pourrait également analyser en détail les comportements en métaphase I.

*Les mensurations* qui ont été effectuées à trois stades différents avaient essentiellement pour but de préciser la morphologie des trisomiques, afin de faciliter leur tri au sein des générations successives. Est-il possible de donner une interprétation biologique des effets quantitatifs liés à la présence d'un chromosome particulier en dose

triple ? Des observations déjà réalisées se dégagent quelques données qui pourraient permettre une approche nouvelle de certains problèmes d'hérédité quantitative.

On peu noter tout d'abord un effet dépressif généralisé décelable sur les caractères dimensionnels. La moyenne des 11 trisomiques est inférieure de 10 à 40 p. 100 à la valeur du témoin diploïde. Les caractères les plus touchés sont les plus complexes, comme le poids moyen du fruit ou la longueur du pétiole cotylédonaire qui est lié étroitement à la surface des cotylédons. Cet effet dépressif est bien connu et résulte du déséquilibre de la balance génique.

Cependant , il est remarquable que l'on trouve, dans beaucoup de cas, 1 à 3 trisomiques significativement supérieurs au témoin et un nombre équivalent de trisomiques significativement inférieurs à la moyenne générale. Il semble donc que, pour un caractère donné, certains chromosomes ont un effet promoteur ou inducteur alors que d'autres ont un effet négatif ou répresseur. Pour déterminer à quel niveau se situe l'effet positif ou négatif lié à un chromosome, il conviendrait d'étudier la variation simultanée de plusieurs caractères quantitatifs. Nous avons déjà vu qu'en comparant le poids moyen du fruit et le nombre de graines par fruit, il était possible de mettre en évidence l'influence particulière du chromosome en dose triple chez NO. La relation générale qui relie le poids du fruit au nombre de graines formées est fortement modifiée par trisomie NO. Si nous considérons le couple : hauteur de l'hypocotyle et longueur du pétiole cotylédonaire, nous voyons une correlation positive ($r = 0{,}51$) entre ces deux caractères : par exemple BR présente des valeurs fortes dans les deux cas. Cependant, JA possède un hypocotyle très long mais un pétiole court. Il semble donc que les chromosomes en dose triple chez BR et JA contrôlent des mécanismes différents. D'autres exemples peuvent être présentés. Si l'on compare la forme des feuilles juvéniles et adultes (rapport longueur/largeur) on constate de grandes analogies. C'est ainsi que BR, VI, NE et BL sont classés exactement dans le même ordre dans les deux cas. Par contre, BI et OR ont des limbes de forme allongée au stade juvénile mais de forme normale plus tard. C'est le contraire que l'on peut observer chez JA et IN.

Grâce à l'étude des trisomiques, il semble donc possible de décomposer certains caractères quantitatifs en éléments plus simples, d'une manière objective et non arbitraire.

L'intérêt principal du matériel trisomique ainsi rassemblé est de permettre la localisation des gènes déjà connus ou des mutants que l'on pourra obtenir par la suite, afin de parvenir à la réalisation de cartes chromosomiques. Quelques croisements ont déjà été effectués pour localiser quelques gènes majeurs (A, C, Li, up, sw) mais seule une coopération entre les différents laboratoires intéressés pourra permettre de progresser rapidement dans cette voie.

*Reçu pour publication en décembre 1969.*

## REMERCIEMENTS

L'auteur tient à remercier les personnes qui l'ont aidé dans la réalisation de ce travail :

Mme A. Florent qui a eu la charge d'effectuer de très nombreuses préparations de racines, et la plupart des mensurations.

MM. C. Meynet et R. Dumas de Vaulx qui ont réalisé des essais pour la mise au point des méthodes d'observation des figures méiotiques.

## SUMMARY

### DESCRIPTION OF TRISOMIC INDIVIDUALS OF *CAPSICUM ANNUUM L.* OBTAINED IN THE PROGENY OF A HAPLOID PLANT

Seventy-two trisomics have been isolated in a sample of 3,500 plants issued, by selfing, from a single haploid plant (cv. *Doux-long-des-Landes*) propagated by cuttings. Among them, 65 could be classified in 11 groups corresponding to 11 primary trisomics.

All the primary trisomics are fertile, the number of seeds per fruit averaging 20 to 100 per cent of the diploid's value.

Since the juvenile stage (two leaves expanded) it is possible to find out the trisomics in the different progenies by their phenotypical characters.

The main qualitative and quantitative traits of the trisomics are described at three different stages of development. For most of the studied characters, one to three different trisomics have greater values than diploids, but, according to the character, the mean value of the 11 trisomics is between 60 and 90 per cent of the diploids.


## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


Barton D. W., 1950. Pachytene morphology of the Tomato chromosome complement. *Amer. J. Bot.*, **39**, 639-643.

Blakeslee A. F., Farnham M. E., 1923. Trisomic inheritance in the Poinsetia mutant of *Datura*. *Amer. Naturalist.*, **57**, 481-495.

Blakeslee A. F., Belling J., 1924. Chromosomal mutations in the Jimson Weed, *Datura stramonium*. *J. Hered.*, **15**, 195-206.

Christensen H. M., Bamford R., 1943. Haploids in twin seedlings of pepper, *Capsicum annuum L. J. Hered.*, **34**, 99-104.

Emerson R. A., Beadle G. W., Fraser A. C., 1935. A summary of linkage studies in maize. *Cornell Univ. Mem.*, **180**, 83.

Lesley J. W., 1932. Trisomic types of the tomato and their relations to the genes. *Genetics*, **17**, 545-559.

Lippert L. F., Smith P. G., Bergh B. O., 1966. Cytogenetics of the vegetable crops. Garden pepper *Capsicum sp. Bot. Rev.*, **32**, 25-55.

Mc Clintock B., Hill H. E., 1931. The cytological identification of the chromosome associated with the R-G linkage group in Zea Mays. *Genetics*, **16**, 175-190.

Pal B. P., Ramanujam S., 1940. Asynapsis in Chili (*Capsicum annuum L.*). *Curr. Sci.*, **9**, 126-128.

Pochard E., 1968. Isolation of ten primary trisomics in the progeny of a haploid pepper plant (*Capsicum annuum L.*). *Proc. XII Intern. Congr. Genet.*, Tokyo, 266.

Ohta Y., 1962. Caryotype analysis of *Capsicum* species. *Seiken Ziho*, **13**, 93-99.

Rick C. M., Barton D. W., 1954. Cytological and genetical identification of the primary trisomics of the tomato. *Genetics*, **39**, 640-666.

Shopova M., 1966. Studies in the genus *Capsicum*. (I Species différenciation. II irregularities in the pollen mother cells. *Chromosoma*, **19**, 349-356 .

Vazart J., 1951. Nouvelles observations sur les noyaux à calotte. II. La meiose et la formation du pollen chez *Capsicum annuum L.* *Rev. Gén. Bot.*, **58**, 42-61.

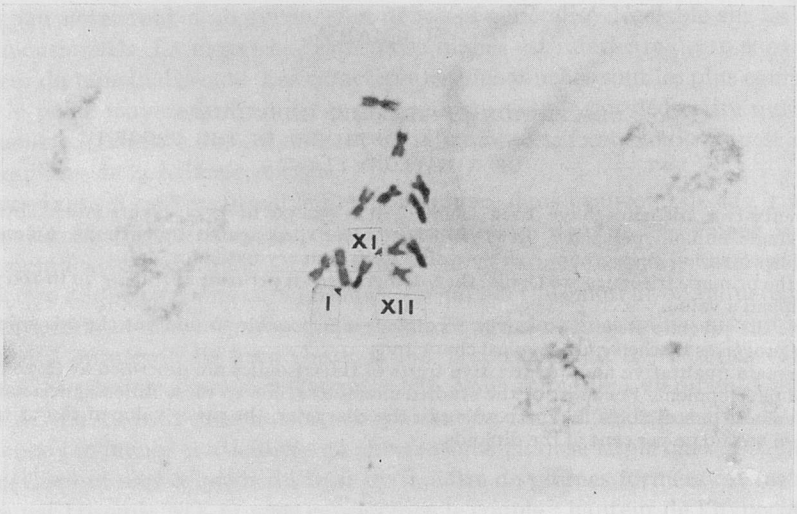



PHOTO 1. — *Chromosomes métaphasiques d'une plante haploïde de Piment* (PM 76B) *cv.* Doux-long-des-Landes

Mitose dans un méristème radiculaire ; seuls les chromosomes I, XI et XII sont reconnaissables. × 800 environ

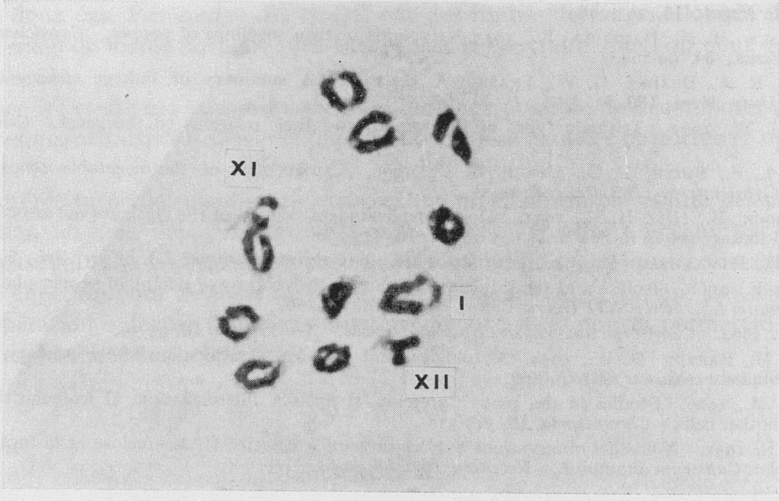



PHOTO 2. — *Chromosomes des cellules mères du pollen au stade diacinèse chez une plante diploïde*

On note la formation régulière de 12 bivalents. Les bivalents relatifs aux chromosomes I, XI et XII sont reconnaissables. × 1 000 environ

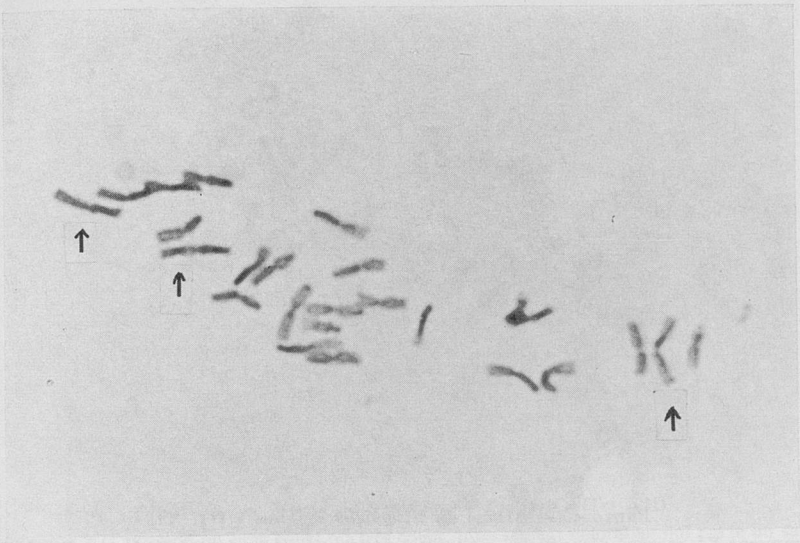


PHOTO 3. — *Mitose du trisomique Violet* (Tri I)
Le chromosome I est reconnaissable à sa grande taille et à la présence d'un bras légèrement plus long que l'autre, marqué ici par une flèche. × 1 000 environ.

PHOTO 4. — *Méiose du trisomique Violet* (Tri I)
Le trivalent est visible au bas de la plaque. Le chromosome I se distingue par la présence d'une construction secondaire très importante sur l'un des bras (cf. photo 2) × 1 000 environ.

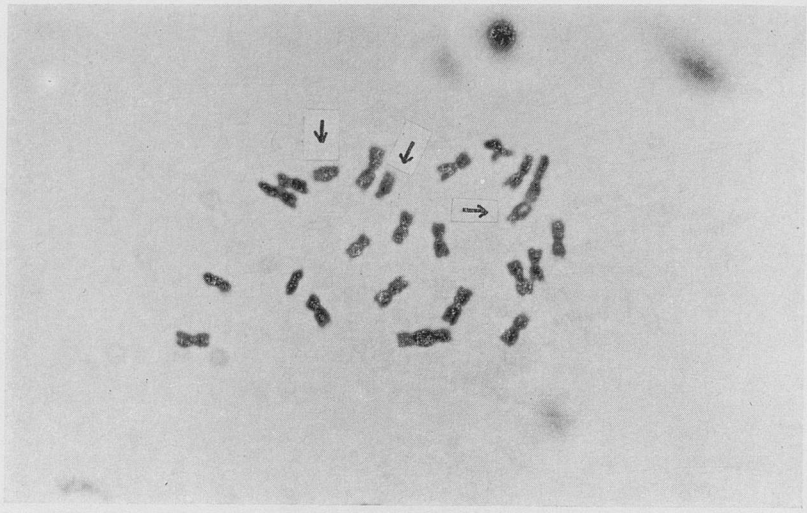


PHOTO 5. — *Mitose du trisomique « Jaune »* (Tri XI)
Le chromosome XI, marqué d'une flèche, est facilement identifiable, grâce à la présence d'un centromètre subterminal × 1 000

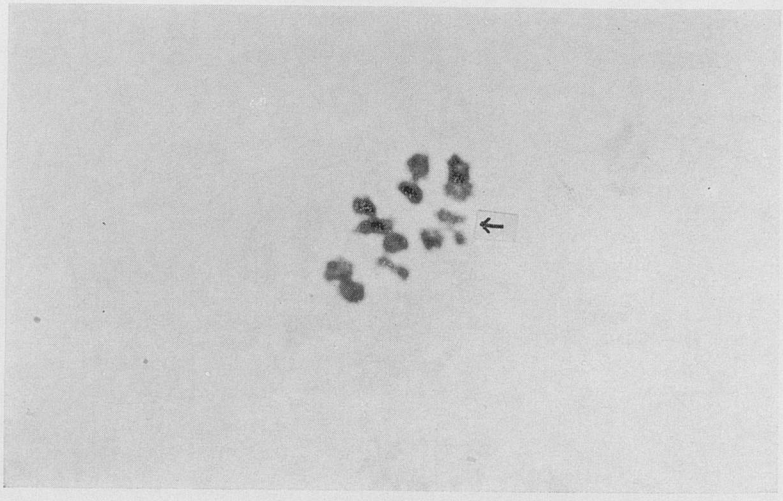


PHOTO 6. — *Méiose du trisomique « Jaune »* (Tri XI)
Le trivalent correspondant au chromosome XI est marqué d'une flèche. Même au stade de contraction maximum, il subsiste, chez ce chromosome en prolongement hétérochromatique caractéristique (cf. cliché 2) × 1 000 environ.

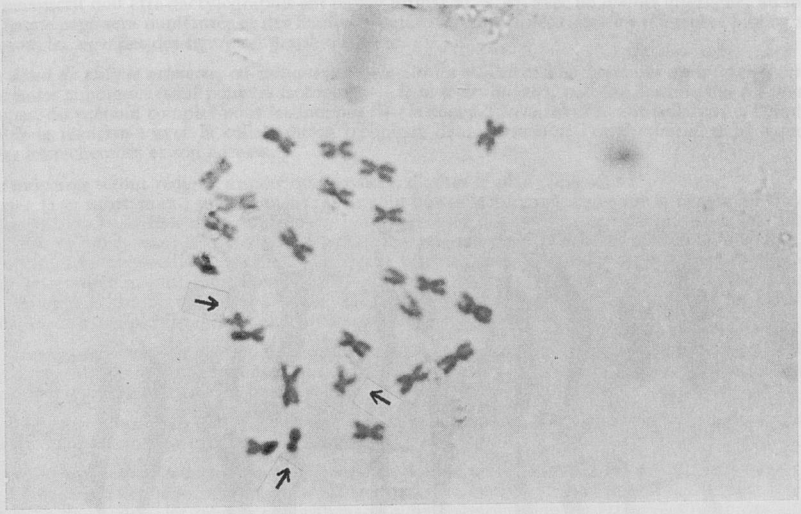


PHOTO 7. — *Mitose du trisomique « Pourpre »* (Tri XII)

Le chromosome XII possède un bras court ou très court, intensément colorable, qui porte un satellite de très petite dimension non visible sur ce cliché (mais visible sur les clichés 1 et 3). L'organisateur du nucléose serait, d'après SHOPOVA, localisé dans le satellite.

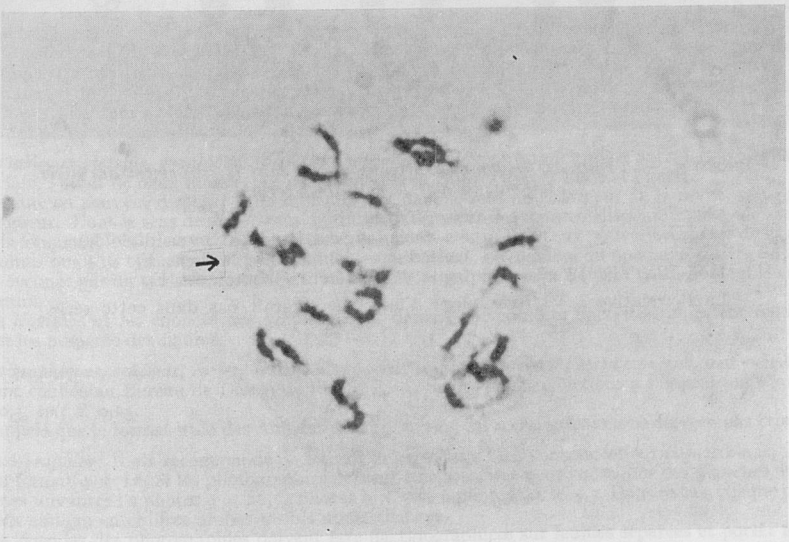


PHOTO 8. — *Méiose du trisomique Pourpre* (Tri XII)

Le trivalent est marqué d'une flèche. On remarque la présence d'un prolongement hétérochromatique moins développé que chez le chromosome XI (bivalent situé au centre de la plaque). Chez le trisomique Pourpre, les associations méiotiques paraissent lâches et l'on observe de nombreux univalents.

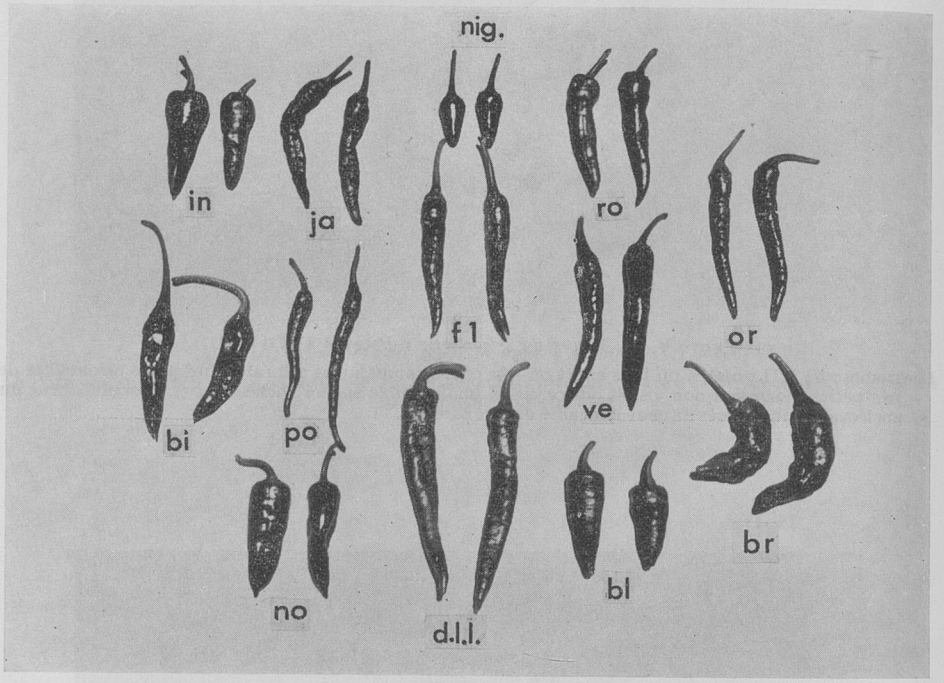



PHOTO 9. — *Fruits des trisomiques obtenus en $F_1$ dans le croisement des divers trisomiques par le cultivar Nigrum*

| | | |
|---|---|---|
| Nig. | = | cv. *Nigrum* |
| D.L.L. | = | cv. *Doux-long-des-Landes* (témoin diploïde). |
| $F_1$ | = | fruit d'une plante euploïde de la $F_1$. |
| IN, BL, VE, JA etc... | = | fruits des différents trisomiques $F_1$. |

La $F_1$ relative à VI (trisomique Violet) ne figurait pas dans cette série.

# RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 27, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

*Au début de chaque mémoire,* on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

*Les mémoires* seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé :* (150 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats,* à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion ;* f) *résumé* anglais ou destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds les dons... ; h) *références bibliographiques.*

*Les travaux originaux en anglais* doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très *complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

*Pour les autres documents* (notes, mises au point, revues rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

*Les références bibliographiques* doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

*Pour les articles :* le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatres langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals,* ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S. ;* le volume ; la première et la dernière page de l'article.

*Pour les ouvrages :* le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

*Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies,* doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée et porter les numéros des figures.

*Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils* seront envoyés *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.
Il est rappelé que le format utile des Annales est : 19 × 12,5 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

*Photographies :* Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

*Correction des épreuves :* les auteurs recevront une épreuve à corriger.

*Envoi du manuscrit :* M. MAYER, Centre national de Recherches agronomiques, 78-Versailles (France). On demande deux exemplaires.

*Le Directeur de la publication:* M.-L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 7-1970

*Dépôt légal: 2e trimestre 1970. N° d'impression: 757.*

# ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

VOLUME 20 1970 NUMÉRO 3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, PARIS-7e

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (3), 263-295.

# STRUCTURE GÉNOTYPIQUE D'UN HYBRIDE AUTOTÉTRAPLOÏDE MULTIPLIÉ EN PANMIXIE (1)

## I. — Expression théorique des principaux paramètres et de la structure génotypique d'une plante et d'une population hybride

P. GUY

*Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86 - Lusignan*
*Institut national de la Recherche agronomique*

RÉSUMÉ

A un locus donné, une plante autotétraploïde peut se trouver dans un des cinq états génotypiques suivants :

*aaaa* monogénique
*aaab* digénique simplex
*aabb* digénique duplex
*aabc* trigénique
*abcd* tétragénique

Pour une plante ou une population (limitée ou non), on appelle structure génétique la proportion, dans l'ensemble des loci, des différents états ainsi définis.

Les probabilités de réalisation des différentes structures ont été estimées et pondérées sur la base de diverses hypothèses génétiques. Ce type de raisonnement a été appliqué au cas d'un hybride, sous réserves de quelques restrictions simplificatrices. Quelques résultats expérimentaux ont été comparés aux données théoriques.

## INTRODUCTION

Un certain nombre de travaux assez récents (Demarly, 1963 ; Hanson, 1964 ; Berninger, 1967 ; Guy, 1966-1967-1968 ; Genier, 1967 ; Gallais, 1967-1968) portent sur l'évolution au cours des générations de multiplication des variétés syn-

(1) Cet article est le troisième d'une série qui recouvre en partie le travail d'une thèse de Doctorat d'État ès Sciences naturelles, enregistrée au C. N. R. S. sous le numéro A. O. 3505 et devant être soutenue à la faculté d'Orsay en 1970-71.

thétiques et des hybrides. L'étude présente est un approfondissement de résultats antérieurs concernant les hybrides autotétraploïdes.

L'accent est mis sur la structure génotypique tant de la plante que de la population hybride.

De façon à faciliter certains calculs, nous avons été amenés à proposer un certain nombre d'hypothèses simplificatrices :

*Au niveau de la population originelle*

— l'absence de relation de parenté, c'est-à-dire d'identité entre plantes-mères ; ceci équivaut à supposer la population originelle illimitée ;

— l'absence de relation d'isoactivité entre les allèles des deux plantes-mères ; ceci implique une fréquence infiniment petite de tous les allèles dans la population originelle supposée illimitée.

*Au niveau de l'hybride au cours des générations de multiplication*

— l'absence de division pseudo-équationnelle $\alpha = 0$ ;
— l'absence de sélection et de mutation ;
— dans certains cas une population illimitée à chaque génération.

Nous envisagerons successivement :

1. Quelques caractéristiques d'une plante autotétraploïde.
2. Quelques caractéristiques d'un hybride autotétraploïde.
3. La première génération hybride ou $F_1$.
4. L'état d'équilibre panmictique.
5. L'évolution au cours des générations de multiplication.

## I. — CARACTÉRISTIQUES D'UNE PLANTE AUTOTÉTRAPLOÏDE

### A. — *La notion de structure*

La notion de structure a été définie en 1963 par DEMARLY, reprise par GUY et GENIER (1967) ; il est utile de la préciser, de la codifier.

Un locus donné, d'une plante autotétraploïde donnée se trouve dans l'une ou l'autre des 5 catégories de génotypes ou états possibles :

| | |
|---|---|
| *aaaa* | monogénique |
| *aaab* | digénique simplex |
| *aabb* | digénique duplex |
| *aabc* | trigénique |
| *abcd* | tétragénique |

La structure d'un locus donné du génome, pour une population donnée de plantes, est la répartition de cet ensemble de loci entre les 5 états génotypiques possibles. Chaque état est affecté d'une fréquence et nous poserons :

$$\begin{aligned} \text{fréquence de } & \text{aaaa} = y_1 \\ '' \quad & \text{aaab} = y_2 \\ '' \quad & \text{aabb} = y_3 \\ '' \quad & \text{aabc} = y_4 \\ '' \quad & \text{abcd} = y_5 \end{aligned}$$

La structure du locus considéré pour la population donnée est alors définie par une matrice colonne.

$$Y = \left\| \begin{matrix} y_1 \\ y_2 \\ y_3 \\ y_4 \\ y_5 \end{matrix} \right\|$$

La structure du génome d'une plante donnée est la répartition de l'ensemble de tous les loci du génome entre les 5 états génotypiques possibles. Chaque état est affecté d'une fréquence. De la même manière la structure du génome de la plante considérée est alors définie par une matrice colonne Y.

Nous pouvons enfin généraliser la notion de structure à l'ensemble des loci de tous les génomes de toutes les plantes de la population considérée ; elle aussi est définie par une matrice colonne Y.

Ceci est défini pour une population autotétraploïde quelconque. La structure peut, en première approximation, s'analyser comme une simple partition (mais par la suite, on pourrait, sur la base des études de HANSON (1959), envisager l'étude des arrangements entre les 5 états à l'intérieur d'un individu).

### B.— *La pondération des structures*

Pour un caractère mesurable, quelconque, contrôlé par plusieurs gènes, la valeur d'une plante ou d'une population dans des conditions définies de milieu, dépend de la valeur propre des allèles (additivité), des relations entre allèles (dominance) et des relations entre loci (épistasie).

Par analogie aux diploïdes, nous pouvons généraliser la notion de dominance, et considérer que les 5 états génotypiques correspondent à 5 états de dominance différents.

Nous pouvons donc supposer que ces 5 états ont une valeur différente et que la structure peut nous renseigner sur la vigueur et plus généralement sur la valeur d'une plante ou d'une population pour un caractère donné.

Comment pouvons-nous relier ces valeurs aux notions d'additivité, de dominance, de superdominance, d'épistasie?

— Considérons la valeur propre additive des allèles : par définition, cette valeur propre est indépendante de la structure, par conséquent sans influence sur la valeur moyenne des états génotypiques. Si le caractère considéré est complexe (rendement, hauteur...) c'est-à-dire, si nous pouvons penser que de nombreux loci indépendants interviennent dans son déterminisme, nous savons que ce caractère tendra à suivre une loi normale (théorème central limite). L'expérience courante nous confirme que

de nombreux caractères ont une répartition normale ou log-normale dans une population. Par ailleurs, pour un caractère de variance donnée, l'écart entre la valeur observée et la valeur attendue sera d'autant plus faible que le nombre de loci ou de linkats indépendants qui conditionnent le caractère sera plus grand (loi des grands nombres).

En conclusion, les différences entre les valeurs propres des allèles ne modifient pas la valeur moyenne des états génotypiques, elles provoquent une variation autour de cette moyenne. Pour une gamme de variation donnée, la variance sera d'autant plus faible que le nombre de loci intervenant sera grand.

— Considérons les relations entre allèles d'un même locus (effet de dominance et de superdominance). Ces relations sont par leur nombre et par leur valeur différentes suivant l'état génotypique du locus. Elles interviennent donc directement dans la pondération des ces états, et permettent de leur attribuer une valeur moyenne ($m_1$, ... $m_5$). La valeur d'une plante ou d'une population pour un caractère donné peut avec ces définitions s'écrire sous la forme d'une fonction linéaire de la structure:

$$\bar{x} = m_1y_1 + m_2y_2 + m_3y_3 + m_4y_4 + m_5y_5$$

soit : $x = \mathrm{M} \times \mathrm{Y}$, M est une matrice ligne de pondération.

De même que précédemment, nous pouvons penser que des différences de valeur entre les interactions (effets de dominance) provoqueront une variation autour des valeurs ($m_1$, ... $m_5$), la variance étant d'autant plus faible que le nombre de facteurs est élevé.

— Considérons les relations entre loci ou effets d'épistasie.

La valeur d'un génome dépend-elle de la seule juxtaposition de fonctions simples indépendantes? Peut-on considérer le chromosome comme une succession de loci, de fonctions biologiques indépendantes? Dans l'état actuel de nos connaissances, personne n'oserait soutenir une telle hypothèse. Pourtant, nous n'avons guère dépassé ce stade tant en « génétique biologique » qu'en « génétique quantitative ou statistique ». Si les études analytiques ont fait des progrès énormes, les essais de synthèse sont encore rares et imparfaits. (Demarly, 1965-69).

La valeur d'un individu d'une population dépend, en général, certainement plus de la valeur globale du génome avec ces multiples et diverses interactions que de la valeur de telle ou telle fonction.

Sans prétendre être exhaustif, nous pouvons voir plusieurs approches à l'épistasie :

1° La décomposition factorielle des effets génétiques (modèle de Kempthorne) est un outil très puissant au niveau diploïde et polyploïde (Gallais, 1967 et 1968), tant que nous travaillons au niveau des loci considérés comme biologiquement indépendants. L'épistasie peut se traiter de la même manière par un développement en série en tenant compte des interactions entre 2, 3,... $n$ loci.

Le nombre de paramètres devient rapidement trop grand, rendant ce système sans issue. Le moyen de sortir de l'impasse ne semble être que la réduction de formules générales rigoureuses à des formules approchées par l'élimination des termes négligeables.

Est-ce possible?

2° Une autre approche a été proposée par DEMARLY. L'auteur considère l'*épistasie cis*, c'est-à-dire les interactions alléliques situées le long d'un chromosome. Cette épistasie regrouperait une partie des épistasies additif-additif du modèle de KEMPTHORNE, indépendamment du nombre de loci considéré, plus autre chose où le linkage jouerait un rôle. Nous savons que le chromosome en tant qu'unité est un axe privilégié d'information. C'est le seul modèle qui en tient compte.

— *l'épistasie trans :* cette épistasie rend compte quel que soit le nombre de loci en cause, des interactions entre allèles de loci et de chromosomes différents ; elle semble recouvrir un ensemble de relations assez complexe.

3° Nous pouvons proposer une autre approche.

— *l'épistasie allélique*, c'est-à-dire les interactions entre allèles $a$ $b$, $c$... appartenant à des loci $i$, $j$, $k$ différents du type $a_i$ $b_j$, $c_k$..., indépendamment du nombre de loci en cause. Ces interactions sont indépendantes de la structure. Elles regrouperaient la totalité des épistasies additif-additif du modèle de KEMPTHORNE pour un nombre quelconque de loci.

Il est donc encore possible de définir une valeur moyenne de chacun des cinq états génotypiques. Cette valeur tiendra compte de la valeur propre des allèles, des interactions entre allèles à un locus et enfin d'interactions entre allèles de loci différents.

La valeur pondérée de la plante, de la population en fonction des structures, pour un caractère quantitatif donné reste de la forme linéaire :

$$x = \mathrm{M} \times \mathrm{Y}$$

— *l'épistasie structurale* comprend le reste des interactions possibles entre loci, elle est telle que les interactions entre loci dépendent de la structure des loci intervenant, quel que soit leur nombre. Elles sont du type additif-dominance, dominance-dominance.

C'est-à-dire, en d'autres termes, que le poids de chacun des 5 états génotypiques n'a plus une valeur moyenne ($m_1$, ... $m_5$) constante. Ces poids sont des fonctions de la structure F (Y), ... J (Y)...

Pour illustrer ceci, nous pouvons imaginer que la fixation d'un allèle (favorable ou défavorable) a un effet différent suivant que la plante est, par ailleurs, plus ou moins hétérozygote. Dans ce cas, le poids des différents états ($m_1$, ... $m_5$) est une fonction de la structure. La pondération pour un caractère donné s'écrit alors d'une manière très générale.

$$x = y_1\mathrm{F}(\mathrm{Y}) + y_2\mathrm{G}(\mathrm{Y}) + y_3\mathrm{H}(\mathrm{Y}) + y_4\mathrm{I}(\mathrm{Y}) + y_5\mathrm{J}(\mathrm{Y}) = \mathcal{F}\ (\mathrm{Y})$$

F, G, H, I, J, sont des fonctions définies de la structure et non plus des constantes.

Dans un premier temps, nous avons attaché aux différents états génotypiques une fréquence, ceci définit la structure de la plante, de la population. Nous voyons maintenant que dans tous les cas, la valeur d'une plante, d'une population, pour un caractère donné, est fonction de sa structure. Cette fonction $x = \mathcal{F}$ (Y) peut se ramener à une fonction simple, linéaire sauf en cas « d'épistasie structurale ».

Pour un caractère quelconque, mesurable, dépendant de nombreux loci, nous pouvons attacher à chaque état génotypique une fréquence et un poids ($m_1$, $m_2$, ... $m_5$) ;

sans vouloir traiter de la pondération de ces 5 paramètres disons qu'elle peut être réalisée de deux façons différentes :

— sur la base de résultats expérimentaux,

— sur la base d'hypothèses génétiques simples (BERNINGER, 1967 ; BUSBICE, WILSIE, 1966).

De manière analogue, considérant les classes d'identité, GALLAIS (1967), attache une valeur pondérale à des fonctions linéaires de ces 5 états.

$$E\ (\beta_{ii}),\ E\ (\gamma_{iii}),\ E\ (\tau_{iiii}),\ E\ (\tau_{iijj})\ \text{et}\ \mu$$

Ces études sont complémentaires de l'étude des gènes majeurs (rythme de développement,...) et de l'étude des variances. Il serait utile d'intégrer à ce système l'épistasie structurale, au moins par des formules approchées manipulables.

### C. — *Les autres paramètres*

Les fréquence des 5 états génotypiques correspondent au nombre minimum de paramètres nécessaire et suffisant pour définir la structure génotypique Y d'une population autotétraploïde ou si l'on préfère son degré d'homozygotie et d'hétérozygotie.

Il est possible, à partir de ces 5 paramètres, de définir des paramètres plus synthétiques, plus globaux, résumant la répartition entre les 5 états génotypiques.

Ces nouveaux paramètres, de par leur nature, sont plus imprécis, puisque chaque valeur recouvre plusieurs états possibles ; cependant ils sont plus faciles à manipuler dans la mesure ou le degré d'hétérozygotie sera donné par une seule valeur et non par cinq. D'autre part, ces paramètres peuvent recouvrir une réalité biologique et être liés à la nature fondamentale de l'hétérosis pour les autopolyploïdes, ainsi P, fraction homogène des gamètes (DEMARLY, 1963) (analogue au F, coefficient d'inbreeding de KEMPTHORNE).

Pour un locus donné, d'une plante donnée, un gamète peut exister sous deux formes, l'une « homozygote », c'est-à-dire monoallélique ou homogène *aa*, l'autre hétérogène *ab*. Pour un locus donné, d'une population donnée, nous pouvons séparer les gamètes en homogènes et hétérogènes ; par contre, si nous envisageons l'ensemble du génome, il nous faut considérer la fraction homogène des gamètes. Cette fraction est répartie le long du génome en fonction des cassures, ou jonctions efficaces intervenues dans l'histoire du chromosome ; si le produit du nombre de cassures et du nombre de chromosomes est assez grand, tous les gamètes auront statistiquement la même fraction homogène qui est répartie diluée tout au long du génome : ainsi $f$ nombre d'allèles ou d'enzymes par locus (GUY, GENIER, 1967 ; BERNINGER, 1967), ainsi Q nombre moyen d'interactions de nature différente par locus (BUSBICE et WILSIE, 1966 ; BERNINGER, 1967).

### D. — *Caractéristiques principales d'une plante autotétraploïde*

Rappelons-les rapidement, cf. tableau 1.

TABLEAU I

*Principales caractéristiques d'une plante autotétraploïde* ($\alpha = 0$)

| État génotypique | Fréquence | Nombre d'allèles par locus | Fraction homogène des gamètes P | Nombre d'interactions d'ordre 1 par locus N = 6(1 — P) | Nombre d'interactions différentes d'ordre 1 par locus |
|---|---|---|---|---|---|
| Monogénique *aaaa* ..... | $y_1$ | 1 *a* | 1 | 0 | 0 |
| Digénique simplex *aaab* . | $y_2$ | 2 *a*, *b* | $\frac{1}{2}$ | 3 3 *ab* | 1 *ab* |
| Digénique duplex *aabb* . | $y_3$ | 2 *a*, *b* | $\frac{1}{3}$ | 4 4 *ab* | 1 *ab* |
| Trigénique *aabc*..... | $y_4$ | 3 *a*, *b*, *c* | $\frac{1}{6}$ | 5 2 *ab*, 2 *ac*, *bc* | 3 *ab*, *bc*, *ca* |
| Tétragénique *abcd* ..... | $y_5$ | 4 *a*, *b*, *c*, *d* | 0 | 6 *ab*, *ac*, *ad*, *bc*, *bd*, *cd* | 6 *ab*, *bc*, *ca*, *bc*, *ca*, *cd* |

## II. — CARACTÉRISTIQUES PRINCIPALES D'UN HYBRIDE AUTOTÉTRAPLOÏDE

Des données précédentes, nous pouvons tirer immédiatement *quelques conséquences pour un hybride entre plantes non parentes*, les plantes-mères étant quelconques, de structure Y et Y'.

Dans le cadre des hypothèses que nous avons posées, (DEMARLY, 1963 ; GUY, GENIER, 1967), en ce qui concerne la partie du génome responsable des variations de vigueur, les allèles d'une plante-mère sont différents de ceux de l'autre. Il convient, en effet, de préciser qu'au niveau d'une espèce ou d'une population, il peut exister une partie fixée : cette partie stable du génome échappe à notre étude ; nous devons admettre qu'elle n'est pas responsable d'une variation de la vigueur, c'est-à-dire qu'elle n'a pas d'interaction avec la partie variable du génome (absence d'épistasie).

Tous les autres loci d'une plante ont la même probabilité d'avoir les différents états. Par conséquent, la structure à 1 locus d'une des plantes-mères est indépendante de la structure de ce même locus sur l'autre plante. Ceci n'est vrai que pour $\alpha = 0$. Nous savons qu'en fait la distance du locus au centromère affecte la réalisation de ces structures. La probabilité d'une combinaison $(y_i, y'_j)$ pour un locus de la population hybride est donc le produit des fréquences $y_i$ et $y'_j$, soit $y_i y'_j$.

La structure de l'hybride est parfaitement définie par la connaissance de Y et de Y', sachant que les combinaisons symétriques $y_i y'_j$ et $y_j y'_i$ sont identiques nous obtenons 15 combinaisons $_{ij}$ dont les probabilités sont définies par le produit.

$$(y_1 + y_2 + y_3 + y_4 + y_5)\ (y_1' + y_2' + y_3' + y_4' + y_5') = 1$$

Il devient alors possible de faire une partition de l'ensemble des loci du génome (1) d'un hybride en 15 sous-ensembles qui ont une structure et une évolution propres, définies par la fréquence des allèles différents qu'ils possèdent. (cf. tabl. 2).

TABLEAU 2

*Partition du génome d'un hybride autotétraploïde en fonction des fréquences alléliques observées dans les sous-ensembles.*

Matrice ‖ G ‖

| Probabilité des sous-ensembles du génome Matrice G | | Fréquences des allèles exprimées en $\frac{1}{8}$ | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | *a* | *b* | *c* | *d* | *e* | *f* | *g* | *h* |
| 1 | $y_1y'_1$ | 4 | 4 | | | | | | |
| 2 | $y_1y'_2 + y_2y'_1$ | 4 | 3 | 1 | | | | | |
| 3 | $y_1y'_3 + y_3y'_1$ | 4 | 2 | 2 | | | | | |
| 4 | $y_1y'_4 + y_4y'_1$ | 4 | 2 | 1 | 1 | | | | |
| 5 | $y_1y'_5 + y_5y'_1$ | 4 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | |
| 6 | $y_2y'_2$ | 3 | 1 | 3 | 1 | | | | |
| 7 | $y_2y'_3 + y_3y'_2$ | 3 | 1 | 2 | 2 | | | | |
| 8 | $y_2y'_4 + y_4y'_2$ | 3 | 1 | 2 | 1 | 1 | | | |
| 9 | $y_2y'_5 + y_5y'_2$ | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | |
| 10 | $y_3y'_3$ | 2 | 2 | 2 | 2 | | | | |
| 11 | $y_3y'_4 + y_4y'_3$ | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | | | |
| 12 | $y_3y'_5 + y_5y'_3$ | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | | |
| 13 | $y_4y'_4$ | 2 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | | |
| 14 | $y_4y'_5 + y_5y'_4$ | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| 15 | $y_5y'_5$ | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |

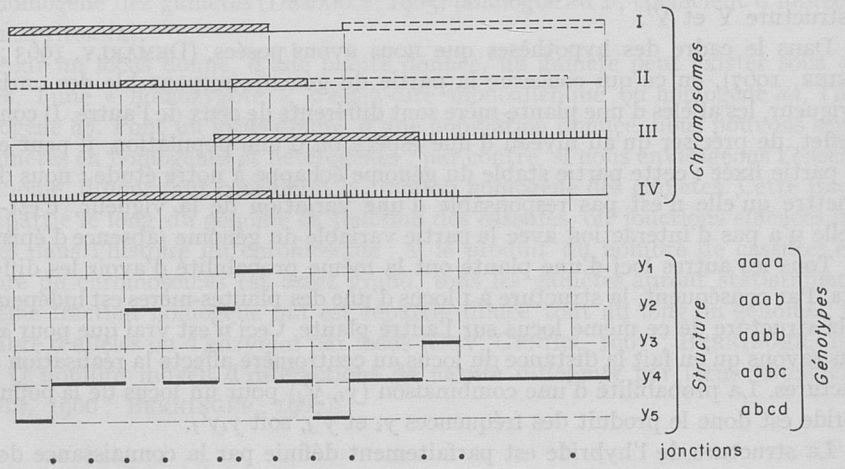



FIG 1. *Structure schématique d'un génotype tétraploïde*

(1) Il s'agit ici non du génome individuel d'une plante mais du génome généralisé de la population hybride.

Cette partition des loci permet d'attribuer à chaque type défini de sous-ensembles (numéroté de 1 à 15), une probabilité, c'est-à-dire, découper le génome de la population hybride en 15 fragments de longueur proportionnelle à leur probabilité d'existence (cf. fig. 1).

Ces fragments ont une existence objective, biologique, ils sont répartis au hasard le long des chromosomes.

La figure 1 en donne une image.

Ceci nous permet de définir une matrice colonne G ou chaque type de sous-ensembles est affecté de sa probabilité.

$$G = \left\| \begin{array}{l} y_1 y_1' \\ \cdots \\ y_3 y_1' + y_1 y_3' \\ \cdots \\ y_1 y_1' \end{array} \right\|$$

De même, nous pouvons répartir les loci en fonction du nombre d'allèles présents aux loci considérés dans la population de plantes. Nous obtenons 8 sous-ensembles et pouvons définir une matrice colonne N (Guy, Genier, 1967) cf. tableau 3.

Une plante autotétraploïde possède de 1 à 4 allèles par locus : la structure de son génome définie par une matrice colonne Y, correspond à la répartition des loci entre les 5 états possibles.

TABLEAU 3

*Partition du génome d'un hybride autotétraploïde en fonction du nombre d'allèles différents contenus dans les sous-ensembles*

Matrice N, (Guy, Genier, 1967)

| Probabilité des sous-ensembles du génome (cf tableau 2) | Nombre d'allèles différents |
|---|---|
| 0 | 1 |
| 1 | 2 |
| 2 + 3 | 3 |
| 4 + 6 + 7 + 10 | 4 |
| 5 + 8 + 11 | 5 |
| 9 + 12 + 13 | 6 |
| 14 | 7 |
| 15 | 8 |

Une population hybride possède, elle, de 2 à 8 allèles (1 à 8 s'il y avait des relations de parenté entre les plantes-mères). Les loci se répartissent le long du génome en 15 sous-ensembles différents ; nous pouvons remarquer que la répartition des allèles, caractéristique de chacun des 15 sous-ensembles est homologue à une partie des états hétérozygotes possibles d'un autooctoploïde (*aaaa bbbb, ... abcd efgh*).

Cette répartion en 15 sous-ensembles est une caractéristique de population qui n'a pas de sens au niveau de la plante, où chaque locus a un des 5 états et un seul (cf. note (1)).

## III. — HYBRIDE AVANT MULTIPLICATION OU EN $F_1$

Considérons 2 plantes-mères $l$ et $l'$

de structure $Y = \left\| \begin{matrix} y_1 \\ y_2 \\ y_3 \\ y_4 \\ y_5 \end{matrix} \right\|$ et $Y' = \left\| \begin{matrix} y_1' \\ y_2' \\ y_3' \\ y_4' \\ y_5' \end{matrix} \right\|$

de fraction homogène des gamètes P et P', telles que tous les allèles de l'une soient différents de tous les allèles de l'autre.

### A. — *Cas d'une plante hybride*

L'analyse en a déjà été faite par Demarly, 1963 ; Guy et Genier, 1967 ; nous rapellerons simplement les conclusions.

Le génome de la plante hybride se divise en trois fractions (digénique, trigénique et tétragénique), la structure de la plante hybride est :

$$Y_{H_1} = \left\| \begin{matrix} y_{H_1} \\ y_{H_2} \\ y_{H_3} \\ y_{H_4} \\ y_{H_5} \end{matrix} \right\| = \left\| \begin{matrix} 0 \\ 0 \\ PP' \\ P(1-P') + P'(1-P) \\ (1-P)\ (1-P') \end{matrix} \right\| \quad \text{ou} \quad \left\| \begin{matrix} 0 \\ 0 \\ P^2 \\ 2P\ (1-P) \\ (1-P)^2 \end{matrix} \right\|$$

le nombre moyen d'allèles par locus pour une plante hybride est :

$$\bar{f}pl_1 = (2-P) + (2-P') \quad \text{ou} \quad 2(2-P) \quad \text{si} \quad P = P'$$

$$\text{ou} \quad = (y_1 + y_1') + \frac{3}{2}(y_2 + y_2') + \frac{5}{3}(y_3 + y_3') + \frac{11}{6}(y_4 + y_4') + 2\ (y_5 + y_5')$$

$$\text{en effet } P = y_1 + \frac{y_2}{2} + \frac{y_3}{3} + \frac{y_4}{6}$$

La fraction homogène des gamètes est :

$$P_{H_1} = \frac{P + P'}{6} \quad \text{ou} \quad \frac{P}{3}$$

Le nombre moyen d'interactions par locus est :

$$N_{H_1} = 6 - P - P' = 4 + \frac{N + N'}{6} \quad \text{ou} \quad 2(3-P)$$

Le nombre moyen d'interactions de qualité différente par locus est :

$$Q_{H_1} = (3-P)\ (3-P') - 3 \quad \text{ou} \quad (3-P)^2 - 3$$

ou

$$Q_{H_1} = \frac{3}{2}(y_2 + y_2') + 2\ (y_3 + y_3') + \frac{5}{2}(y_4 + y_4') + 3\ (y_5 + y_5') + PP'$$

Ainsi, nous avons défini pour une plante hybride sa structure et quelques paramètres biologiques simples.

## B. — *Cas d'une population hybride*

L'ensemble des loci du génome de la population se répartit entre les 15 sous-ensembles définis précédemment par G. Chacun de ces sous-ensembles possède une structure définie en $F_1$ qu'il est assez simple de déterminer et que nous rapportons (cf. tabl. 4).

TABLEAU 4

*Structure de la $F_1$ pour chacun des 15 sous-ensembles du génome de la population hybride*

Matrice $\| S \|_{F_1}$

| Génotypes | Sous-ensembles (cf tableau 2) | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 |
| *aaaa* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *aaab* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *aabb* | 1 | $\frac{1}{2}$ | $\frac{1}{3}$ | $\frac{1}{6}$ | 0 | $\frac{1}{4}$ | $\frac{1}{6}$ | $\frac{1}{12}$ | 0 | $\frac{1}{9}$ | $\frac{1}{18}$ | 0 | $\frac{1}{36}$ | 0 | 0 |
| *aabc* | 0 | $\frac{1}{2}$ | $\frac{2}{3}$ | $\frac{5}{6}$ | 1 | $\frac{1}{2}$ | $\frac{1}{2}$ | $\frac{1}{2}$ | $\frac{1}{2}$ | $\frac{4}{9}$ | $\frac{7}{18}$ | $\frac{1}{3}$ | $\frac{10}{36}$ | $\frac{1}{6}$ | 0 |
| *abcd* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | $\frac{1}{4}$ | $\frac{1}{3}$ | $\frac{5}{12}$ | $\frac{1}{2}$ | $\frac{4}{9}$ | $\frac{5}{9}$ | $\frac{2}{3}$ | $\frac{25}{36}$ | $\frac{5}{6}$ | 1 |

Le tableau 4 de coefficients définit une matrice S.

Le génome de la population peut se répartir en 15 fractions, ainsi :

— une fraction du génome $y_1y'_1$ (1) où les plantes seront duplex pour les loci correspondants, c'est-à-dire pour des fragments définis de chromosomes ;

— une fraction $y_2y_5' + y_5y_2'$ (9) où la moitié des plantes seront trigéniques, l'autre moitié tétragéniques pour ces loci.

Il est possible de définir la structure globale de la population, c'est-à-dire la répartition de tous les loci, de toutes les plantes entre les 5 états possibles
elle est $\| Y \|_{H_1} = \| S \|_{F_1} \times \| G \|$ et nous pouvons vérifier que nous retrouvons la structure d'une plante hybride

$$\| Y \|_{H_1} = \left\| \begin{array}{l} 0 \\ 0 \\ PP' \\ P\ (1 - P') + P'\ (1 - P) \\ (1 - P)\ (1 - P') \end{array} \right\|$$

A un locus donné, le nombre d'allèles contenu dans la population hybride est toujours supérieur ou égal à celui contenu par une plante hydride à ce même locus. Si nous considérons l'ensemble des loci du génome, nous pouvons définir, pour la

population hybride, un nombre moyen d'allèles par locus ; il sera de la même manière supérieur ou égal au nombre moyen d'allèles par locus contenu par une plante hybride.

$$\bar{f}pop_{F_1} = (y_1 + y_1') + 2\,(y_2 + y_2') + (y_3 + y_3') + 3\,(y_4 + y_4') + 4\,(y_5 + y_5')$$

pour une population hybride supposée infinie.

Si la population est limitée à N individus tirés au hasard, la structure en probabilité de cette population ne change pas, mais il y a perte d'allèles. Il est intéressant de déterminer ces pertes, ou la richesse allélique restante, aussi bien pour chacun des 15 sous-ensembles du génome que globalement pour le génome entier (cf. tabl. 5).

TABLEAU 5

*Richesse allélique des 15 sous-ensembles pour une population $F_1$ de n individus tirés au hasard*

| Sous-ensembles du génome (cf tableau 2) | Nombre d'allèles dans la population $F_1$ infinie | Nombre d'allèles dans une population limitée à $n$ individus |
|---|---|---|
| 1 | 2 | $2$ |
| 2 | 3 | $3 - \left(\frac{1}{2}\right)^n$ |
| 3 | 3 | $3 - 2\left(\frac{1}{6}\right)^n$ |
| 4 | 4 | $4 - \left(\frac{1}{6}\right)^n - 2\left(\frac{1}{2}\right)^n$ |
| 5 | 5 | $5 - 4\left(\frac{1}{2}\right)^n$ |
| 6 | 4 | $4 - 2\left(\frac{1}{2}\right)^n$ |
| 7 | 4 | $4 - 2\left(\frac{1}{6}\right)^n - \left(\frac{1}{2}\right)^n$ |
| 8 | 5 | $5 - \left(\frac{1}{6}\right)^n - 3\left(\frac{1}{2}\right)^n$ |
| 9 | 6 | $6 - 5\left(\frac{1}{2}\right)^n$ |
| 10 | 4 | $4 - 4\left(\frac{1}{6}\right)^n$ |
| 11 | 5 | $5 - 3\left(\frac{1}{6}\right)^n - 2\left(\frac{1}{2}\right)^n$ |
| 12 | 6 | $6 - 2\left(\frac{1}{6}\right)^n - 4\left(\frac{1}{2}\right)^n$ |
| 13 | 6 | $6 - 2\left(\frac{1}{6}\right)^n - 4\left(\frac{1}{2}\right)^n$ |
| 14 | 7 | $7 - \left(\frac{1}{6}\right)^n - 6\left(\frac{1}{2}\right)^n$ |
| 15 | 8 | $8 - 8\left(\frac{1}{2}\right)^n$ |

Le tableau 5 est très simple à construire, si nous constatons que la perte ou probabilité d'absence est nulle pour les allèles dont la fréquence, dans le sous-ensemble, est $\frac{4}{8}$ ou $\frac{3}{8}$, qu'elle est de $\left(\frac{1}{2}\right)^n$ pour chacun des allèles de fréquence $\frac{1}{8}$ et qu'elle est de $\left(\frac{1}{6}\right)^n$ pour chacun des allèles de fréquence $\frac{2}{8}$ (cf. tabl. 2).

En sommant le produit de la richesse allélique par la probabilité correspondante du sous-ensemble, nous obtenons la richesse allélique moyenne de la population de $n$ plantes.

$$\bar{f}\ n\ pl_{F_1} = (y_1 + y_1') + \left[2 - \left(\frac{1}{2}\right)^n\right](y_2 + y_2') + 2\left[1 - \left(\frac{1}{6}\right)^n\right](y_3 + y_3')$$
$$+ \left[3 - \left(\frac{1}{6}\right)^n - 2\left(\frac{1}{2}\right)^n\right](y_4 + y_4') + 4\left[1 - \left(\frac{1}{2}\right)^n\right](y_5 + y_5')$$

Nous retrouvons ici un résultat connu (5) (Guy, 1968) et nous constatons que la perte d'allèles due à la taille limitée de la population hybride sera d'autant plus forte que les plantes-mères sont plus hétérogènes.

Tous les paramètres d'une plante hybride autotétraploïde sont des fonctions simples des seuls paramètres P et P', fraction homogène des gamètes des plantes-mères, ce qui signifie que quelle que soit l'hypothèse génétique en cause, il suffit d'un seul paramètre par plante-mère pour définir la première génération hybride et non pas 5 comme nous aurions pu le penser.

Demarly nous a proposé une explication simple de cette anomalie apparente : la structure de l'hybride $F_1$ résulte directement de l'accouplement des gamètes parentaux, elle est donc conditionnée par leur seule variabilité.

Rappelons enfin un résultat important : « la fraction homogène des gamètes de la population hybride, dans le cas de croisements entre plantes indépendantes, se trouve être 3 fois plus faible que de la moyenne de celle des gamètes parentaux ».

## IV. — HYBRIDE A L'ÉQUILIBRE PANMICTIQUE

En l'absence de sélection et de mutation, et pour des populations illimitées, la richesse allélique à chaque locus du génome de la population reste inchangée au cours des générations de multiplication ; nous restons donc dans les conditions de la $F_1$.

La partition du génome en 15 sous-ensembles est inchangée, définitive, connue quel que soit, d'ailleurs, le système de reproduction.

### A. — *Cas d'une plante*

1. *Structure d'une plante hybride à l'équilibre panmictique.*

A l'équilibre panmictique, nous savons de plus que tous les allèles d'un même locus sont indépendants ; par conséquent la structure d'équilibre ne dépend que de la fréquence des allèles présents. Nous pouvons l'établir pour chacun des 15 sous-ensembles ; connaissant, par ailleurs, la partition du génome, nous pouvons calculer la

structure globale de la population à l'équilibre $Y_{He}$ d'une manière analogue à celle de la $F_1$

$$Y_{He} = S_{Fe} \times G \qquad G \text{ est connu (cf. tabl. 2)}$$

$S_{Fe}$ peut s'établir terme par terme comme $S_{F_1}$ (cf. tabl. 4), cependant il semble plus rapide de faire le calcul dans le cas général et de l'appliquer à chaque cas particulier.

a) *Calcul de* $y_{1e}$.

C'est la probabilité d'obtenir l'état monogénique *aaaa* à l'équilibre panmicique.

$$y_1e = \frac{1}{8^4}\begin{bmatrix} y_1y_1'\ (\alpha+\alpha) + y_2y_1'\ (\beta+\alpha) + y_3y_1'\ (\gamma+\alpha) + y_4y_1'\ (\delta+\alpha) + y_5y_1'\ (\varepsilon+\alpha) \\ y_1y_2'\ (\alpha+\beta) + y_2y_2'\ (\beta+\beta) + y_3y_2'\ (\gamma+\beta) + y_4y_2'\ (\delta+\beta) + y_5y_2'\ (\varepsilon+\beta) \\ y_1y_3'\ (\alpha+\gamma) + y_2y_3'\ (\beta+\gamma) + y_3y_3'\ (\gamma+\gamma) + y_4y_3'\ (\delta+\gamma) + y_5y_3'\ (\varepsilon+\gamma) \\ y_1y_4'\ (\alpha+\delta) + y_2y_4'\ (\beta+\delta) + y_3y_4'\ (\gamma+\delta) + y_4y_4'\ (\delta+\delta) + y_5y_4'\ (\varepsilon+\delta) \\ y_1y_5'\ (\alpha+\varepsilon) + y_2y_5'\ (\beta+\varepsilon) + y_3y_5'\ (\gamma+\varepsilon) + y_4y_5'\ (\delta+\varepsilon) + y_5y_5'\ (\varepsilon+\varepsilon) \end{bmatrix}$$

avec $\alpha = 4^4$, $\beta = 3^4 + 1^4$, $\gamma = 2^4 + 2^4$, $\delta = 2^4 + 1^4 + 1^4$, $\varepsilon = 1^4 + 1^4 + 1^4 + 1^4$

$\alpha$, $\beta$, $\gamma$, $\delta$, $\varepsilon$ correspondent à la probabilité d'obtenir les différents états monogéniques possibles à partir des différentes combinaisons génotypiques *aaaa* par *bbbb*, *aaaa* par *bbbc*... *abcd* par *efgh*. Par exemple, la combinaison élémentaire *aaaa* par *bbbc* nous donnera l'état monogénique *aaaa* avec la probabilité $\frac{4^4}{8^4}$ que nous posons égale à $\frac{\alpha.}{8^4}$

*bbbb* avec la probabilité $\frac{3^4}{8^4}$ } que nous posons
plus *cccc* avec la probabilité $\frac{1^4}{8^4}$ } égale à $\frac{\beta}{8^4}$

et ainsi de suite, d'où :

$$y_1e = \frac{1}{8^4}\left[\alpha(y_1 + y_1') + \beta(y_2 + y_2') + \gamma(y_3 + y_3') + \delta(y_4 + y_4') + \varepsilon(y_5 + y_5')\right]$$

sachant que $y_1 + y_2 + y_3 + y_1 + y_1 = y_1' + y_2' + y_3' + y_4' + y_5' = 1$

d'où $y_1e =$

$$\frac{2}{8^4}\left[128(y_1 + y_1') + 41(y_2 + y_2') + 16(y_3 + y_3') + 9(y_4 + y_4') + 2(y_5 + y_5')\right]$$

b) *Calcul de* $y_{2e}$.

C'est la probabilité d'obtenir l'état digénique simplex à l'équilibre panmictique.

Nous savons qu'il y a $\binom{4}{1}$ façons de tirer *aaab* ; par un calcul similaire, nous trouvons :

$$y_2e = \frac{4}{8^4}\left[256(y_1 + y_1') + 142(y_2 + y_2') + 96\,(y_3 + y_5') + 62(y_4 + y_4') + 28\,(y_5 + y_5')\right]$$

$$y_2e = \frac{1}{8^3}\left[128(y_1 + y_1') + 71(y_2 + y_2') + 48(y_3 + y_3') + 31(y_4 + y_4') + 14(y_5 + y_5')\right]$$

c) *Calcul de* $y_{3e}$.

C'est la probabilité d'obtenir l'état digénique duplex à l'équilibre panmictique.

Nous savons qu'il y a $\binom{4}{2}$ façons de tirer *aabb* ; par un calcul similaire, nous trouvons :

$$y_3e = \frac{6}{8^4}\,[9(y_2+y_2') + 16(y_3+y_3') + 9\,(y_4+y_4') + 6(y_5+y_5') + 16(1+3P)\,(1+3P')]$$

Nous constatons que si $y_{1e}$ et $y_{2e}$ étaient des fonctions linéaires de la structure des plantes-mères, il n'en est plus de même pour $y_{3e}$ où apparaissent des termes en PP'.

d) *Calcul de* $y_{4e}$.

C'est la probabilité d'obtenir l'état trigénique à l'équilibre panmictique.

Nous savons qu'il y a 2 $\binom{4}{2}$ façons de tirer *aabc* ; par conséquent par un calcul similaire, nous trouvons :

$$y_4e = \frac{6}{8^3}\,[12(y_2 + y_2') + 16(y_3 + y_3') + 16(y_4 + y_4') + 15(y_5 + y_5') + 12(1 + P + P' - 3\,PP')]$$

e) *Calcul de* $y_{5e}$.

C'est la probabilité d'obtenir l'état tétragénique à l'équilibre panmictique.

Il y a 4 façons de tirer *abcd*, donc de la même manière, nous avons :

$$y_5e = \frac{3}{8^3}\,[8(y_4^+\,y_4') + 17(y_5^+\,y_5') + 36(1 - P + (1 - P')]$$

f) *Structure d'une plante hybride à l'équilibre panmictique.*

A partir de ces résultats, nous pouvons écrire la structure du génome d'une plante à l'équilibre $Y_{He}$

$$Y_{He} = \left\| \begin{matrix} y_1e \\ y_2e \\ y_3e \\ y_4e \\ y_5e \end{matrix} \right\| = \left\| \begin{matrix} \frac{2}{8^4}\left[128(y_1 + y_1') + 41(y_2 + y_2') + 16(y_3 + y_3') + 9(y_4 + y_4') + 2(y_5 + y_5')\right] \\ \frac{1}{8_3}\left[128(y_1 + y_1') + 71(y_2 + y_2') + 48(y_3 + y_3') + 31(y_4 + y_4') + 14(y_5 + y_5')\right] \\ \frac{6}{8^4}\left[9(y_2 + y_2') + 16(y_3 + y_3') + 9(y_4 + y_4') + 6(y_5 + y_5') + 16(1 + 3P)\,(1 + 3P')\right] \\ \frac{6}{8^1}\left[12(y_2 + y_2') + 16(y_3 + y_3') + 16(y_4 + y_4') + 15(y_5 + y_5') + 12(1 + P + P' - 3\,PP')\right] \\ \frac{3}{8^4}\left[8(y_4 + y_4') + 17(y_5 + y_5') + 36(1 - P)\,(1 - P')\right] \end{matrix} \right\|$$

Nous avons vérifié ce résultat en constatant que :

$y_{1e} + y_{2e} + y_{3e} + y_{4e} + y_{5e}$ est bien égal à 1.

La structure d'une plante dans une population hybride à l'équilibre panmictique est d'expression plus complexe qu'en $F_1$ ou première génération, elle est à la fois une fonction linéaire de la structure des plantes-mères et aussi du produit des fractions homogènes des gamètes P et P' (les fractions homogènes des gamètes sont fonction des structures : tabl. 1).

2. *Nombre moyen d'allèles par locus pour une plante hybride à l'équilibre panmictique.*

$$\bar{f}\,pl_{Fe} = y_{1e} + 2(y_{2e} + y_{3}^{e}) + 3y_{4e} + 4y_{5e}$$

$\bar{f}\,pl_{Fe}$ peut ainsi se calculer à partir des expressions précédentes et nous obtenons :

$$\bar{f}\,pl_{F} = \frac{1}{8^4}\Big[3\,840(y_1 + y_1') + 5\,166(y_2 + y_2') + 5\,600(y_3 + y'_3) + 6\,190(y_4 + y_4') + 6\,780(y_5 + y_5')\Big]$$

nous constatons que cette expression est identique à l'expression (8) obtenue par une autre voie par Guy, (1968). Elle peut se mettre sous la forme :

$$\bar{f}\,pl_{Fe} = \frac{15}{16}(y_1 + y_1') + \left[2 - \left(\frac{5}{8}\right)^4 - \left(\frac{7}{8}\right)^4\right](y_2 + y_2') + 2\left[1 - \left(\frac{3}{4}\right)^4\right]y_3 + y_3') + \left[3 - \left(\frac{3}{4}\right)^4 - 2\left(\frac{7}{8}\right)^4\right](y_4 + y_4') + 4\left[1 - \left(\frac{7}{8}\right)^4\right](y_5 + y_5')$$

ou $\bar{f}\,pl_{Fe} \# 0{,}94(y_1 + y'_1) + 1{,}26(y_2 + y'_2) + 1{,}37(y_3 + y'_3) + 1{,}51(y_4 + y_4') + 1{,}66(y_5 + y_5')$

Nous constatons que le nombre moyen d'allèles par locus est une fonction linéaire de la structure des plantes-mères, les termes en P et P' s'éliminant.

3. *Fraction homogène des gamètes.*

$$P_{He} = y_1 e + \frac{y_{2e}}{2} + \frac{y_{3e}}{3} + \frac{y_{4e}}{6}$$

$$= \frac{1}{32}\left[8(y_1 + y'_1) + 5(y_2 + y'_2) + 4(y_3 + y'_3) + 3(y_4 + y_4') + 2(y_5 + y_5')\right]$$

$$P_{He} = \frac{2 + 3(P + P')}{16} \qquad \text{ou} \qquad \frac{1 + 9P_{H_1}}{8}$$

Ce résultat est très simple dans son expression ; il complète et vérifie des résultats obtenus plus directement par Guy et Genier 1967, formule (7) et par Gallais 1968 (formule $Fe = \frac{1}{k}\left(\frac{1 + 3F_o}{4}\right)$ pour $k = 2$).

4. *Le nombre moyen d'interactions d'ordre 1 par locus.*

Nous avons vu que ce paramètre est une fonction linéaire de la fraction homogène des gamètes, cf. I D.

$$N = 6(1 - P)$$

donc

$$N_{He} = 6(1 - P_{He})$$

$$N_{He} = 3 + \frac{9}{8}(2 - P - P') \quad \text{ou} \quad 3 + \frac{9}{4}(1 - P)$$

ou $$N_{He} = 3 + \frac{3}{16}(N + N') \quad \text{si} \quad P = P'$$

ou $$N_{He} = \frac{3}{8}[3\,N_{H1} - 4]$$

5. *Nombre moyen d'interactions de qualité différente par locus.*

Ce paramètre a déjà été défini par BERNINGER, 1967 ; BUSBICE, WILSIE, 1966. Nous savons que :

$$Q_{He} = y_{2e} + y_{3e} + 3y_{4e} + 6y_{5e}$$

d'où

$$Q_{He} = \frac{1}{8^4}\left[\begin{array}{c} 1\,360(y_1 + y_1') + 4\,270(y_2 + y_2') + 5\,232(y_3 + y_3') + 6\,734(y_4 + y_4') \\ + 8\,260(y_5 + y_5') + \frac{27}{128}\,PP' \end{array}\right]$$

soit $$Q_{He} = \frac{85}{256}(y_1 + y_1') + \left(1 + \frac{87}{2\,048}\right)(y_2 + y_2') + \left(1 + \frac{71}{256}\right)(y_3 + y_3')$$

$$+ \left(1 + \frac{1\,319}{2\,048}\right)(y_4 + y_4') + \left(2 + \frac{17}{1\,024}\right)(y_5 + y_5') + \frac{27}{128}\,PP'$$

$$Q_{He} \# 0{,}332(y_1 + y_1') + 1{,}042(y_2 + y_2') + 1{,}277(y_3 + y_3') + 1{,}643(y^4 + y_4') + 2{,}017(y_5 + y_5') + 0{,}211\,PP'$$

Tout comme la structure, le nombre moyen d'interactions de qualité différente par locus est à la fois une fonction linéaire de la structure des plantes-mères et aussi du produit des fractions homogènes des gamètes PP'.

Nous venons d'établir la structure et les principales caractéristiques d'une plante issue par multiplication en panmixie du croisement entre deux plantes non apparentées et quelconques. Ceci approfondit et précise les résultats antérieurs (GUY et GENIER, 1967 ; GUY, 1968).

## B. — *Cas d'une population de plantes*

Nous avons pu établir la partition du génome d'une plante F*e*, à l'équilibre panmictique entre les 5 états $y_{1e}$ à $y_{5e}$. Dans le cas du génome de la population, chaque partie du génome a des états différents suivant les plantes et nous pouvons étudier cette répartition en établissant $S_{Fe}$. La répartition des 5 états génotypiques est donnée pour chacun des 15 sous-ensembles élémentaires du génome dans le tableau 6. La probabilité de chaque sous-ensemble est donnée tableau 2 ; elle est rappelée dans le tableau 6 par le code.

Ce tableau 6 permet de comparer facilement les structures d'équilibre, d'un sous-ensemble à l'autre. Pour un locus donné d'un sous-ensemble donné, nous pouvons ainsi connaître dans la population hybride à l'équilibre la proportion de plantes monogéniques, ..., trigéniques, tétragéniques. Par exemple, pour un locus tel que

TABLEAU 6

*Structure à l'équilibre panmictique de chacun des sous-ensembles du génome de la population hybride.* Ce tableau de probabilités (multipliées par $8^4$ ou 4 096) nous donne la répartition des plantes de la population hybride en fonction de leur génotype pour un locus d'un sous-ensemble donné

| Numéro du sous-ensemble | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Probabilité du sous-ensemble (1) | | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 22 | 23 | 24 | 25 | 33 | 34 | 35 | 44 | 45 | 55 |
| GÉNOTYPES | *aaaa* ..... | 512 | 338 | 288 | 274 | 260 | 164 | 114 | 100 | 86 | 64 | 50 | 36 | 36 | 22 | 8 |
| | *aaab* ..... | 2 048 | 1 592 | 1 408 | 1 272 | 1 136 | 1 136 | 952 | 816 | 680 | 768 | 632 | 496 | 496 | 260 | 224 |
| | *aabb* ..... | 1 536 | 1 014 | 864 | 630 | 420 | 708 | 630 | 468 | 330 | 576 | 438 | 324 | 324 | 234 | 168 |
| | *aabc* ..... | 0 | 1 152 | 1 536 | 1 728 | 1 872 | 1 872 | 2 112 | 2 160 | 2 160 | 2 304 | 2 304 | 2 256 | 2 256 | 2 160 | 2 160 |
| | *abcd* ..... | 0 | 0 | 0 | 192 | 408 | 216 | 288 | 552 | 840 | 384 | 672 | 984 | 984 | 1 320 | 1 680 |

(1) Par convention nous écrivons : $11 = y_1y'_1$, $12 = y_1y'_2 + y_2y'_1$, $55 = y_5y'_5$.

les plantes-mères étaient toutes les deux digéniques duplex (sous-ensemble 10), nous aurons pour ce locus à l'équilibre :

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 1 | plante | sur 64 | (64 sur 4 096) | qui sera monogénique |
| 3 | plantes | sur 16 | (768 sur 4 096) | qui seront digéniques simplex |
| 9 | — | 64 | — | — digéniques duplex |
| 9 | — | 16 | — | — trigéniques |
| 3 | — | 32 | — | — tétragéniques |

1. *Structure globale de la population et structure des plantes.*

Par ailleurs, la structure globale de la population est la même que celle du génome d'une plante c'est-à-dire $Y_{Fe}$ déjà définie.

Nous avons défini les structures en probabilité.

Nous pouvons nous demander s'il y aura des écarts importants à cette structure théorique, en particulier si toutes les plantes auront la même structure moyenne. En fait, la structure de chaque plante sera d'autant plus proche de la structure moyenne que le nombre de fragments de génome indépendants sera grand. Ce nombre dépend du nombre de chromosomes et du nombre de jonctions ou cassures accumulées (DEMARLY, 1963).

Il n'est pas indifférent du point de vue agronomique de savoir si une population de plantes, pour une structure moyenne donnée, est constituée de plantes ayant toutes la même structure ou si, à l'extrême, chaque état est représenté par un certain nombre de plantes. Un tel calcul de variance est assez complexe et bien des données biologiques manquent pour le mener à bien. Cependant, nous pouvons nous placer dans un des cas les plus défavorables. Considérons, par exemple, pour une plante à 32 chromosomes où il n'y a aucun crossing-over, un hybride simple $F_1$ issu de deux lignées pures. Cet hybride est totalement duplex : le nombre de fragments chromosomiques indépendants est réduit : au minimum 8. La structure $Y_{F_2}$ de la seconde génération hybride issue de la multiplication du croisement sera :

$$P_r\ aaaa = y_1 = \frac{1}{18}$$

$$P_r\ aaab = y_2 = \frac{4}{9}$$

$$P_r\ aabb = y_3 = \frac{1}{2}$$

D'après nos hypothèses, chaque groupe de linkage aura un état et un seul, nous pouvons donc (en supposant que tous les chromosomes sont de même longueur) calculer la probabilité de toutes les structures de plantes possibles.

Dans cet exemple, il ne peut y avoir de plantes possédant la structure moyenne, mais il existe trois types de plantes, c'est-à-dire 3 structures I, II, III possibles très proches de l'état moyen.

| | I | II | III |
|---|---|---|---|
| $y_1$ | 0 | 0 | 1/8 |
| $y_2$ | 4/8 | 3/8 | 3/8 |
| $y_3$ | 4/8 | 5/8 | 4/8 |

En application de la loi multinominale, nous constatons que ces 3 structures représentent respectivement 17 p. 100, 15,5 p. 100 et 8,5 p. 100 des plantes, soit au total 41 p. 100.

Nous voyons donc, dans ce cas particulier, l'un des plus défavorables puisqu'il y a absence totale de crossing-over, que 4 plantes sur 10 possèdent la structure moyenne. La présence de jonctions indépendantes dans les générations antérieures, l'action du crossing-over au cours des générations de multiplication augmentent le nombre de fragments indépendants et alors toutes les plantes se rapprochent de la structure moyenne (loi des grands nombres). Nous savons, en effet, qu'à l'état d'équilibre panmictique, les liaisons statistiques entre loci différents disparaîssent. Nous pouvons alors penser que, dans la plupart des cas, la structure de chacune des plantes est proche de la structure moyenne de la population.

Par contre, si en première génération (mélange de population, mélange d'hybrides, synthétiques...) la population est hétérogène, il est possible de constituer et d'étudier des sous-populations de structures moyennes différentes (FAVRET, *in verbis* ; GENIER et GUY, 1967).

L'estimation agronomique de ces mélanges doit intégrer les valeurs génétiques du point de vue vigueur et aussi leurs expressions en conditions de compétition (CARNAHAN, 1964 ; DEMARLY, 1964 ; PAHLEN *in verbis*).

2. *Paramètres de la population.*

Comme la structure, les paramètres P, N, Q définis au niveau de la plante, sont valables au niveau de la population.

Nous pouvons cependant considérer, en plus, la richesse allélique de cette population, quel que soit son effectif.

Si la population est illimitée, nous avons :

$$\bar{f}_{pop_{F_2}} = \bar{f}_{pop_{F_1}} = (y_1 + y_1') + 2(y_2 + y_2') + 2(y_3 + y_3') + 3(y^4 + y^{4'}) + 4(y_5 + y_5')$$

Si dans une génération, la population est limitée à $n$ individu, il est possible de déterminer les pertes ou la richesse allélique restante, tant pour chacun des 15 sous-ensembles que pour le génome entier (cf. tabl. 8).

Le tableau 8 est très simple à construire, si nous constatons que la perte ou probabilité d'absence est

$$\left(\frac{1}{2}\right)^{4n} \text{ pour les allèles de fréquence } \frac{1}{2}$$

$$\left(\frac{5}{8}\right)^{4n} \quad - \quad \frac{3}{8}$$

$$\left(\frac{3}{4}\right)^{4n} \quad - \quad \frac{1}{4}$$

$$\left(\frac{7}{8}\right)^{4n} \quad - \quad \frac{1}{8}$$

De même que pour la $F_1$, nous pouvons estimer la richesse allélique moyenne par locus d'une population de $n$ plantes :

$$\bar{f}_{pop_{nFe}} = \left[1 - \left(\frac{1}{2}\right)^{4n}\right](y_1 + y_1') + \left[2 - \left(\frac{5}{8}\right)^{4n} - \left(\frac{7}{8}\right)^{4n}\right](y_2 + y_2')$$
$$+ 2\left[1 - \left(\frac{3}{4}\right)^{4n}\right](y_3 + y'_3) + \left[3 - \left(\frac{3}{4}\right)^{4n} - 2\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}\right](y_4 + y_4')$$
$$+ 4\left[1 - \left(\frac{7}{8}\right)^{4n}\right](y_5 + y_5')$$

Nous retrouvons ici un résultat connu (9) GUY, 1968.

TABLEAU 7

*Richesse allélique des 15 sous-ensembles pour une population hybride à l'équilibre panmictique de* n *individus tirés au hasard*

| Sous-ensemble du génome | Nombre d'allèles dans la population infinie | Nombre d'allèles dans une population limitée à *n* plantes *Fe* |
|---|---|---|
| 1 | 2 | $2 - 2\left(\frac{1}{2}\right)^{4n}$ |
| 2 | 3 | $3 - \left(\frac{1}{2}\right)^{4n} - \left(\frac{5}{8}\right)^{4n} - \left(\frac{7}{8}\right)^{4n}$ |
| 3 | 3 | $3 - \left(\frac{1}{2}\right)^{4n} - 2\left(\frac{3}{4}\right)^{4n}$ |
| 4 | 4 | $4 - \left(\frac{1}{2}\right)^{4n} - \left(\frac{3}{4}\right)^{4n} - 2\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}$ |
| 5 | 5 | $5 - \left(\frac{1}{2}\right)^{4n} - 4\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}$ |
| 6 | 4 | $4 - 2\left(\frac{5}{8}\right)^{4n} - 2\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}$ |
| 7 | 4 | $4 - \left(\frac{5}{8}\right)^{4n} - 2\left(\frac{3}{4}\right)^{4n} - \left(\frac{7}{8}\right)^{4n}$ |
| 8 | 5 | $5 - \left(\frac{5}{8}\right)^{4n} - \left(\frac{3}{4}\right)^{4n} - 3\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}$ |
| 9 | 6 | $6 - \left(\frac{5}{8}\right)^{4n} - 5\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}$ |
| 10 | 4 | $4 - 4\left(\frac{3}{4}\right)^{4n}$ |
| 11 | 5 | $5 - 3\left(\frac{3}{4}\right)^{4n} - 2\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}$ |
| 12 | 6 | $6 - 2\left(\frac{3}{4}\right)^{4n} - 4\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}$ |
| 13 | 6 | $6 - 2\left(\frac{3}{4}\right)^{4n} - 4\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}$ |
| 14 | 7 | $7 - \left(\frac{3}{4}\right)^{4n} - 6\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}$ |
| 15 | 8 | $8 - 8\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}$ |

## V. — COMPARAISON DES CARACTÉRISTIQUES D'UN HYBRIDE EN PREMIÈRE GÉNÉRATION $F_1$ ET A L'ÉQUILIBRE PANMICTIQUE

Dans le cas de P, nous avons considéré l'évolution au cours des générations de multiplication pour les autres paramètres et la structure : nous proposons simplement de comparer la première génération $F_1$ et l'état d'équilibre et de voir quelles conséquences nous pouvons en tirer pour la vigueur.

### A. — *Évolution de la structure*

A chaque génération de multiplication en panmixie, il apparaît une fraction monogénique $y_1$ et une fraction digénique simplex $y_2$ alors que ces états génotypiques sont absents en première génération ou $F_1$. Par contre, les états digéniques duplex ($y_3$), trigéniques ($y_4$) et tétragéniques ($y_5$) peuvent évoluer de façons variables en fonction de la structure des parents.

Les fractions homogènes des gamètes parentaux P et P′ sont suffisants pour définir l'hybride $F_1$, par contre, la connaissance des 10 paramètres ($y_1$, $y_2$ ... $y'_1$ ... $y'_5$) est le plus souvent nécessaire pour définir l'état d'équilibre panmictique de l'hybride. P et P′ parentaux étant donnés, il existe le plus souvent toute une plage d'équilibres possibles que nous pouvons borner par des maxima et des minima. Et finalement la connaissance de ces paramètres P et P′ permet une approche plus globale, plus synthétique du problème.

L'étude qui suit compare en fonction des valeurs possibles de P, la structure $F_1$ et la structure d'équilibre. Nous définissons des valeurs seuils de P et P′ (conditions suffisantes mais non nécessaires).

1) — $y_{1He}$ est toujours supérieur à $y_{1H_1}$ nul.
2) — $y_{2He}$ — — à $y_{2H_1}$ nul.
3) — $y_{3He}$

$$y_{3e} = \frac{6}{8^4}\left[9(y_2 + y_2') + 16(y_3 + y_3') + 9(y_4 + y_4') + 6(y_5 + y_5')\right.$$
$$\left. + 16(1 + 3P)(1 + 3P')\right] \quad y_{3H_1} = PP'$$

P et P′ donnés, la valeur minimale de $y_{3e}$ correspond à :

$$y_1 + y_5 = 1$$
$$y'_1 + y_5' = 1$$

$$\text{soit } y_{3e} \text{ minimum} = \frac{6}{8^4}\left[6(1 - P) + 6(1 - P') + 16(1 + 3P)(1 + 3P')\right]$$

$$= \frac{3}{2 \times 8^3}\left[14 + 21(P + P') + 7PP'\right]$$

$$si\ P = P' \qquad y_{3e} \text{ minimum} = \frac{3}{8^3}\left[3(1 - P) + 4(1 + 3P)^2\right]$$

pour que $y_{3e} > y_{3H_1}$ il suffit que $P^2 < \frac{3}{8^3}[3(1-P)+4(1+3P)^2]$

$$0 < 21 + 63P - 404\ P^2$$

soit $0 < P < 0{,}305$

*si P différent de P'*

pour que $y_{3e} > y_{3H_1}$ $\quad PP' < \frac{6}{8^4}[28 + 42(P+P') + 16 + 9PP')]$

soit $42 + 63\ (P+P') - 808\ PP' > 0$

soit $P' < \frac{21(2+3P)}{808P-63}$ si $P > \frac{63}{808}$

soit P ou $P' < \frac{21}{149}$

P ou $P' < 0{,}141$

De manière analogue P et P' donnés, la valeur maximale de $y_{3e}$ correspond à

$$y_{3e} = \frac{6}{8^3}[8 + 3P + 3P' + 18PP'] \text{ pour } \frac{1}{3} \leqslant P \text{ et } P' \leqslant 1$$

pour que $y_{3e}$ soit inférieur à $y_{3H_1}$ il suffit que P et $P' < 0{,}392$

4) — $y_4{}^e$

$$y_{4e} = \frac{6}{8^3}[12(y_2+y_2') + 16(y_3+y_3') + 16(y_4+y_4') + 15(y_5+y_5') + 12(1+P+P'-3PP']$$

$$y_{4H_1} = P(1-P') + P'(1-P)$$

de manière analogue nous pouvons montrer que $y_{4e}$ est minimal

pour $y_{4e} = \frac{9}{2566}[14 - P - P' - 12PP']$

pour que $y_{4e}$ soit supérieur à $y_{4H_1}$ il suffit que P et $P' < 0{,}312$
et même $y_{4e}$ est maximal pour $y_1 + y_3 = 1$

soit $y_{4e} = \frac{9}{8^2}[5 - (P+P')\ 3PP']$ $\quad$ si $\frac{1}{3} \leqslant P$ et $P' \leqslant 1$

Par conséquent, pour que $y_{4e}$ soit inférieur à $y_1H_1$ il suffit que :

P et $P' < 0{,}446$

5) — $y_5{}^e$

$$y_5e = \frac{3}{8^3}[8(y_4+y_4') + 17(y_5+y_5') + 36(1-P)\ (1-P')]$$

$y_5H_1 = (1-P)\ (1-P')$La valeur maximale est donnée :

par $y_{5e} = \frac{3}{8^3}[17(1-P) + 17\ (1-P') + 36\ (1-P)\ (1-P')]$

pour que $y_5e$ soit inférieur à $y_5H_1$ il suffit que P et $P' < 0{,}747$.

Cette discussion de la comparaison des structures à la $F_1$ et à l'équilibre en fonction de P et P' se résume simplement (tabl. 8).

TABLEAU 8

*Sens d'évolution de* $y_1, y_2 \ldots y_5$ (probabilité de chacun des états génotypiques aaaa, ... abcd) *au cours des générations de multiplication d'un hybride en fonction de la fraction homogène des gamètes des plantes-mères*

| Numéro de la génération de multiplication panmictique | 1 ∞ | 1 ∞ | 1 ∞ | 1 ∞ | 1 ∞ | P en fonction du nombre de génération d'autofécondation |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Génotype | *aaaa* | *aaab* | *aabb* | *aabc* | *abcd* | |
| Probabilité de chaque génotype en fonction de la génération | $y_1 = f(n)$ | $y_2 = g(n)$ | $y_3 = h(n)$ | $y_4 = i(n)$ | $y_5 = j(n)$ | |
| | 0 ..... $\frac{1}{512}$ | 0 ..... $\frac{28}{512}$ | 0 ..... $\frac{21}{512}$ | 0 ..... $\frac{252}{512}$ | 1 ..... $\frac{210}{512}$ | $I_0$ 0 |
| | | | pour P ou P′ | | | |
| 0,14 | | | | | | — $I_1$ 0,17 |
| | | | pour P et P′ | | | |
| 0,30 = 0,31 | | | | | | — $I_2$ 0,30 |
| | | | ou | | | |
| 0,39 | | | | | | |
| 0,45 | | | | ou | | |
| 0,75 | | | | | | — $I_5$ 0,60 |
| | | | | | | — $I_{10}$ 0,84 |
| | | | | | ou | |
| | | | | | | — $I_{20}$ 0,97 |
| 1 | 0 ..... $\frac{1}{8}$ | 0 ..... $\frac{4}{8}$ | 1 ..... $\frac{3}{8}$ | 0 ..... 0 | 0 ..... 0 | $I\infty$ |

P et P′ fraction homogène des gamètes des plantes-mères

Par exemple : si nous considérons un hybride entre plantes tétragéniques ($P = P' = 0$) nous voyons que

$$y_1 \text{ augmente de } 0 \text{ à } \frac{1}{512}$$

$$y_2 \text{ augmente de } 0 \text{ à } \frac{28}{512}$$

$$y_3 \text{ augmente de } 0 \text{ à } \frac{21}{512}$$

$$y_4 \text{ augmente de } 0 \text{ à } \frac{252}{512}$$

$$y_5 \text{ diminue de } 1 \text{ à } \frac{210}{512}$$

au cours des générations de multiplication panmictique.

Si nous considérons un hybride entre plantes ayant subi 5 générations d'autofécondation $P = P' = 1 - \left(\frac{5}{6}\right)^5 \# 0{,}60$, le tableau nous montre que $y_1$ et $y_2$, fractions monogéniques et digéniques simplex vont augmenter au cours des générations de multiplication, tandis que $y_3$, $y_4$ $y_5$, fractions duplex, trigéniques, tétragéniques vont diminuer.

D'une manière générale, la multiplication en panmixie d'un hybride autotétraploïde entraîne l'augmentation des formes les plus homozygotes et la diminution des formes les plus hétérozygotes, autrement dit un glissement vers les formes les plus homozygotes. Il faut remarquer que cette évolution n'est pas forcément monotone. Par conséquent, si nous admettons *une liaison entre le degré d'hétérosis et la vigueur*, nous aurons vraisemblablement une diminution de vigueur au cours des générations de multiplication. En fait, cette évolution repose sur la pondération des différents états génotypiques et aucune démonstration rigoureuse ne semble pouvoir être donnée sans faire d'hypothèses sur la nature de la vigueur hybride ou sans mesure expérimentale de la valeur des états génotypiques (GUY, GENIER, 1967) ou de leurs combinaisons linéaires (interactions alléliques définies par GALLAIS, 1967).

Seule l'étude des structures génétiques permet d'approcher le problème général de l'estimation d'un caractère quantitatif quelconque sensible à l'hétérosis. Les paramètres P, fraction homogène des gamètes, $\bar{f}$ nombre d'allèles, Q quantité des interactions... ne peuvent donner que des indications et en sont pas tous obligatoirement de bons critères de vigueur (BERNINGER, BUSBICE et WILSIE, GALLAIS GUY,).

### B. — *Évolution de la fraction homogène des gamètes*

Considérons un allèle quelconque *a* de fréquence *p* dans une population panmictique.

posons $x_n$ = pourcentage de gamètes *aa* à la génération *n*
$x_e$ = pourcentage de gamètes *aa* à l'équilibre
$x_o$ = pourcentage de gamètes *aa* à la génération 0

DEMARLY (1963) nous montre que $(x_n - x_e) = \left(\frac{1}{3}\right)^n (x_o - x_e)$.

— Généralisons ce résultat à l'ensemble de tous les allèles de ce locus, nous aurons pour ce locus la fréquence des allèles fixés à ce locus

$$L_n = \Sigma x_n$$
$$L_o = \Sigma x_o$$
$$L_e = \Sigma x_e$$

nous en déduirons :

$$(x_n - x_e) = \left(\frac{1}{3}\right)^n (x_o - x_e)$$

$$\Sigma\ (x_n - x_e) = \left(\frac{1}{3}\right)^n \Sigma\ (x_o - x_e)$$

$$L_n - L_e = \left(\frac{1}{3}\right) (L_o - L_e)$$

— Généralisons à tous les loci du génome, nous obtenons la fraction homogène des gamètes :

$$P_n - P_e = \left(\frac{1}{3}\right)^n \qquad (P_o - P_e)$$

car, par définition : $P_n = \overline{L}_n$
$P_e = \overline{L}_e$
$P_o = \overline{L}_o$

Nous en déduisons que, quel que soit chacun des constituants, quelle que soit la génération, une multiplication en panmixie divise par 3 l'écart entre la valeur d'équilibre et la valeur précédente de P, fraction homogène des gamètes. Ce résultat généralise et vérifie les conclusions de Demarly (1963), Gallais (1967-1968), Guy et Genier (1967).

Appliquons ce résultat, au cas d'un croisement où :

$$P_{H_1} = \frac{P + P'}{6} \quad \text{soit} \quad \frac{P}{3}$$

$$P_{He} = \frac{2 + 3(P + P')}{16} \quad \text{soit} \quad \frac{1 + 9P_{H_1}}{8} = \frac{1 + 3P}{8}$$

$$P_{Hn} = \frac{2 + 3(P + P')}{16} - \left(\frac{1}{3}\right)^{n-1} \frac{6 + P + P'}{48}$$

$$\text{soit } P_{Hn} = \frac{1 + 3P}{8} - \left(\frac{1}{3}\right)^{n-1} \frac{3 + P}{24} \quad \text{si} \quad P = P'$$

nous pouvons écrire également :

$$P_{Hn} - P_{He} = -\left(\frac{1}{3}\right)^{n-1} \qquad \frac{6 + P + P'}{48}$$

$$P_{H_1} - P_{He} = -\frac{6 + P + P'}{48}$$

En conclusion la fraction homogène des gamètes d'un hybride augmente toujours au cours des générations de multiplication ; elle augmente d'autant plus que les

plantes-mères ont une fraction homogène des gamètes plus élevée. Cette évolution est surtout importante de la 1re à la 2e génération, elle devient ensuite rapidement négligeable.

Par conséquent, si la vigueur est une fonction monotone, décroissante de la fraction homogène des gamètes (en d'autres termes de F, coefficient de consanguinité défini par KEMPTHORNE), tous les hybrides décroîtront de vigueur au cours des générations de multiplication et cette décroissance sera d'autant plus forte que les plantes-mères seront plus homogènes.

C. — *Évolution du nombre moyen d'allèles par locus*

Le nombre moyen d'allèles différents par locus, correspond à la richesse enzymatique moyenne à chaque locus de chaque plante. C'est une des causes les plus certaines de l'hétérosis, ce paramètre est donc très intéressant à considérer.

$$\bar{f}\,pl_{F1} = (y_1 + y_1') + \frac{3}{2}(y_2 + y_2') + \frac{5}{3}(y_3 + y_3') + \frac{11}{6}(y_4 + y_4') + 2(y_5 + y_5')$$

$$\bar{f}\,pl_{Fe} \# 0{,}94(y_1 + y_1') + 1{,}26(y_2 + y_2') + 1{,}37(y_3 + y_3') + 1{,}51(y_4 + y_4') + 1{,}66(y_5 + y_5')$$

D'où :

$$\Delta = \bar{f}_{pl_{F1}} - \bar{f}_{pl_{Fe}} \# 0{,}062(y_1 + y_1') + 0{,}239(y_2 + y_2') + 0{,}300(y_3 + y_3') + 0{,}322(y_4 + y_4') + 0{,}345(y_5 + y_5')$$

Quelle que soit la structure des plantes-mères, il y a toujours diminution de la richesse allélique des plantes hybrides au cours des générations de multiplication en panmixie.

(La richesse allélique d'une population illimitée restant bien sûr stable, en l'absence de sélection et de mutation). Nous constatons, par ailleurs, que cette perte au niveau de chaque plante est d'autant plus forte que les plantes-mères sont plus hétérogènes (à la différence de ce que nous avions observé pour P).

Par conséquent, si la vigueur est une fonction monotone, croissante du nombre d'allèles par locus, tous les hybrides décroîtront de vigueur au cours des générations de multiplication, et cette décroissance sera d'autant plus grande que les plantes-mères seront plus hétérogènes.

D. — *Évolution du nombre d'interactions d'ordre 1 de qualité différente*

Ce paramètre, déjà utilisé par BERNINGER, 1967, BUSBICE et WILSIE, 1966, est de nature assez proche de celle du nombre d'allèles différents.

$$Q_{H_1} = (3 - P)\,(3 - P') - 3$$
$$= \frac{3}{2}(y_2 + y_2') + 2(y_3 + y_3') + \frac{5}{2}(y_4 + y_4') + 3(y_5 + y_5') + PP'$$

$$Q_{He} = \frac{85}{256}(y_1 + y_1') + \left(1 + \frac{87}{2048}\right)(y_2 + y_2') + \left(1 + \frac{71}{256}\right)(y_3 + y_3') + \left(\frac{3}{2} + \frac{295}{2048}\right)(y_4 + y_4') + \left(2 + \frac{17}{1024}\right)(y_5 + y_5') + \frac{27}{128}PP'$$

$$\Delta = Q_{H_1} - Q_{He} \# -0{,}332(y_1 + y_1') + 0{,}479(y_2 + y_2') + 0{,}723(y_3 + y_3') + 0{,}856(y_4 + y_4') + 0{,}983(y_5 + y_5') + 0{,}789\ PP'$$

est une expression complexe où interviennent des fonctions linéaires de $(y_1 \dots y_5')$ et un terme en PP'.

Sachant que $0 \leqslant P \leqslant 1$, que $y_1 + y_2 + y_3 + y_4 + y_5 = 1$

et que $P = y_1 + \frac{y_2}{2} + \frac{y_3}{3} + \frac{y_4}{6}$,

il est possible de montrer que premièrement $\Delta$ est toujours positif, deuxièmement que lorsqu'il y a glissement de la structure vers des formes plus hétérogènes, $y_1 \rightarrow y_2 \rightarrow y_3 \rightarrow y_4 \rightarrow y_5$, $\Delta$ augmente.

Par conséquent, le nombre d'interactions différentes pour une plante à un locus donné, diminue toujours au cours des générations de multiplication.

La décroissance est d'autant plus importante que les lignées parentales sont plus hétérogènes.

Par conséquent, si la vigueur est une fonction monotone croissante du nombre d'interactions de qualité différente par locus, tous les hybrides décroîtront de vigueur au cours des générations de multiplication et cette décroissance sera d'autant plus grande que les plantes-mères seront plus hétérogènes.

De tout ce qui précède, il résulte qu'au cours des générations de multiplication d'un hybride en panmixie, il y a glissement vers les structures plus homogènes, augmentation de la fraction homogène des gamètes, diminution du nombre d'allèles par locus, diminution d'interactions alléliques par locus.

Le sens d'évolution de la vigueur dépend de la pondération des cinq états génotypiques, mais toutes les hypothèses génétiques classiques sur la nature de l'hétérosis conduisent à prévoir une diminution de vigueur au cours des générations de multiplication.

L'étude de la fraction homogène des gamètes, la seule que nous ayons pu faire de génération en génération, montre que cette évolution sera surtout importante de la première à la seconde et deviendra rapidement négligeable, nous pouvons valablement penser qu'il en sera de même pour l'évolution de la vigueur, « Loi des deux tiers ».

L'importance de la décroissance variera avec la pondération, mais, fait assez remarquable, l'influence du niveau d'homogénéité des plantes-mères est très différente suivant les paramètres retenus. D'une manière générale, l'homogénéité peut être due à des effets de parenté ou de consanguinité.

Si la vigueur est liée à la fraction homogène des gamètes, la décroissance de l'hybride sera d'autant plus importante que les plantes-mères sont plus homogènes ; par contre, si la vigueur est liée au nombre d'allèles ou au nombre d'interactions d'ordre 1 de qualité différente, la décroissance de l'hybride sera d'autant plus faible que les plantes-mères sont plus homogènes. Malgré tout, quelle que soit l'hypothèse génétique en cause, à toutes les générations de multiplication, un hybride est d'autant plus vigoureux que les plantes-mères sont plus hétérogènes.

Les études de Berninger (1967), Busbice et Wilsie (1966), Gallais, Genier, Guy (*in verbis*), sur *Allium porrum*, *Dactylis glomerata*, *Medicago sativa*, tendent à montrer, si ce n'est à prouver, que seule la seconde hypothèse est valable.

## DISCUSSION

Cette étude est destinée à servir d'éléments pour la construction d'une théorie de la sélection des autotétraploïdes allogames. Elle doit aboutir à la définition des meilleurs modèles de construction et de multiplication de variétés.

Ces modèles serviront de cadre au sélectionneur pour construire des variétés en y incorporant toutes les données connues concernant le contrôle génétique des qualités agronomiques recherchées (résistance, adaptation, rythme de croissance et de développement, morphologie...). A partir d'un stock d'allèles sélectionnés pour leur valeur propre, elle permet de définir des combinaisons assurant l'hétérosis maximale.

Dans cette étude, nous avons été amené à proposer des hypothèses simplificatrices.

### 1. *Absence de division pseudo-équationnelle*, $\alpha = 0$

La levée de cette hypothèse n'est pas insurmontable, au niveau d'un locus, pour lequel $\alpha$ peut être défini, par contre, au niveau du génome, $\alpha$ étant fonction de la distance au centromère, l'intégration de cette donnée est plus délicate.

Sachant que les études théoriques et expérimentales montrent que $\alpha$ est faible, que son action est peu importante, nous avons préféré le supposer nul.

### 2. *Absence de sélection et de mutation*

Étant donné le nombre réduit de générations suivies en sélection (5 à 20), nous pouvons sans inconvénient négliger l'effet de mutation. Pour un sélectionneur, par contre, l'hypothèse d'absence de sélection est plus importante et même un peu paradoxale, cependant nous devons préciser ce que cela implique. Il peut y avoir sélection au niveau de la valeur propre des allèles, et nous avons vu que cette étude ne peut et ne prétend pas en tenir compte. Nous ne considérons que la valeur propre moyenne des allèles, GALLAIS (1967-1968) a développé abondamment ces notions et conclut : « La sélection doit donc porter à deux niveaux : la sélection des structures et la sélection des allèles... ».

Nous pouvons, par conséquent, envisager une sélection pour les structures et d'autre part une sélection pour les allèles, en considérant cette dernière, en première approximation, comme un effet fixe et additif. Est-ce possible ?

La vigueur est due au moins à trois éléments :

— le milieu

— la valeur propre des allèles

— les relations alléliques au niveau du locus (hétérosis) ;

il est souvent difficile de séparer ces trois causes.

Nous pouvons donc nous demander si, en cours de sélection, le choix pour la valeur propre des allèles n'entraîne pas un biais par rapport aux structures attendues, si la compétition gamétique, par exemple, (BARNES, CLEVELAND, 1963 ; DEMARLY, 1964 ; GUY, 1966) ne favorise pas les structures hétérozygotes. Nous savons qu'au niveau d'un locus cette sélection existe; cependant, il faut bien concevoir que la structure moyenne globale est bien effectivement la structure de la majorité des

plantes, que les déviations à la structure moyenne sont faibles si le nombre de jonctions ou cassures accumulées au cours des générations est grand (loi des grands nombres). En effet, la multiplicité des cassures va d'une part augmenter le nombre de combinaisons et va d'autre part diminuer la longueur moyenne des secteurs de génomes où tous les loci auront la même structure.

Les cassures vont répartir en fragments de plus en plus courts les structures (monogéniques, ... tétragéniques) tout au long du génome. Les cassures vont donc, à la fois, créer de nouvelles combinaisons, et d'autre part diminuer la variabilité de structure entre plantes d'une même population.

Il n'y a pas des gamètes homogènes et des gamètes hétérogènes, mais des gamètes qui ont réparti, au hasard le long du génome, une fraction homogène et une fraction hétérogène ; ceci est, bien sûr, sujet à variation mais celle-ci est généralement assez faible (cf. IV, B 1). De sorte qu'il y a, peut-être, plus d'indépendance que nous ne le pensons en général entre la valeur propre des allèles et la structure, ce qui permet de porter l'effort de sélection sur la valeur propre des allèles tout en contrôlant la structure.

— *L'absence de relation de parenté entre plantes-mères.* Ce cas restrictif correspond à un souci constant du sélectionneur qui cherche à maintenir la variabilité génétique donc à un cas concret important.

— *L'absence de relation d'isoactivité entre plantes-mères* revient à supposer que toutes les fréquences alléliques sont faibles dans la population originelle. Cette hypothèse non démontrée, repose sur quelques données expérimentales en particulier celles invoquées par Busbice et Wilsie (1966). Elle est l'une des hypothèses les plus restrictives de cette étude. Ceci aboutit dans le cas d'une population hybride, à la superposition des classes d'isoaction et des classes d'identité. La notion d'isoaction correspond à une notion biologique, tandis que la notion d'identité correspond à l'information que nous avons pour une population (Gillois, 1964).

— *Linkage.* Le linkage n'affecte pas la structure globale de la population. Par contre, les structures de chaque plante de la population peuvent varier autour de cette structure moyenne et ceci d'autant plus que le linkage sera important et que les jonctions accumulées au cours des générations précédentes seront moins nombreuses ainsi que nous l'avons vu précédemment.

Ces études ont un intérêt fondamental concernant la structure génotypique d'une plante et d'une population. Elles peuvent aboutir à une meilleure connaissance de la nature de l'hétérosis, elles ont un intérêt pratique dans la mesure où elles permettront réellement de prévoir la valeur moyenne de certains modèles de variétés. Cela suppose l'estimation des paramètres, c'est-à-dire une expérimentation qui est actuellement en cours de réalisation.

A titre indicatif, nous pouvons donner une idée des premiers résultats obtenus à la Station d'Amélioration des Plantes fourragères de Lusignan, sur *Medicago sativa*, en année d'installation et en plantes isolées. Les hypothèses suivantes (inspirées des résultats de Berninger et de Busbice et Wilsie) furent faites pour les calculs théoriques :

— la population originelle est égale à 100 ;
— la moyenne des lignées pures est égale à 25 ;
— les structures sont pondérées en fonction du nombre d'allèles par locus.

Nous avons admis que l'évolution de la $F_1$ à $F_2$ suivait la loi des deux tiers (cf. V, B). Les données théoriques et expérimentales sont comparées tableau 9.

TABLEAU 9

*Comparaison des données théoriques et des données observées*
Les données observées sont les poids en vert de plantes isolées de *Medicago sativa* exprimées en pourcentage de la population d'origine

| Nature des familles | | Génération | | | Décroissance de $F_1$ en $F_2$ de Syn 1 en Syn 2 |
|---|---|---|---|---|---|
| | | $F_1$ ou Syn 1 | $F_2$ ou Syn 2 | $Fe$ Équilibre | |
| HS hybride simple | D théorique | 77 | 69 | 65 | — 8 |
| | D observée | 81 | 77 | — | — 5 |
| HD hybride double | D théorique | 92 | 81 | 75 | — 11 |
| | D observée | 89 | 74 | — | — 15 |
| Synthétique à deux HS | D théorique | 81 | 80 | 80 | — 1 |
| | D observée | 75 | 72 | — | — 3 |
| Synthétique à quatre HS | D théorique | 86 | 88 | 89 | + 2 |
| | D observée | 83 | 79 | — | — 3 |

## CONCLUSION

La sélection d'une plante allogame — après définition précise des objectifs à atteindre — repose sur la recherche simultanée de l'hétérosis maximale et des effets liés à la valeur propre des allèles concernés. Ce qui, en d'autres termes, implique de la part du sélectionneur l'obtention de l'hétérosis maximale reposant sur un nombre aussi faible que possible d'allèles choisis pour leurs valeurs génétiques.

Nous savons que quatre paramètres indépendants suffisent à définir la structure génotypique d'un autotétraploïde ; nous avons montré qu'il peut être parfois intéressant, si l'on accepte une moindre précision, de substituer à cet ensemble de paramètres un facteur global qui peut être l'un des trois suivants :

nombre d'allèles
nombre d'interaction alléliques
fraction homogène des gamètes.

Cette étude, après formulation de quelques hypothèses simplificatrices, permet d'estimer la probabilité de réalisation des divers états génotypiques possibles, tant au niveau d'une plante que d'une population hybride.

L'étude comparée des structures réalisées en première génération d'une part, à l'état d'équilibre d'autre part, montre que la multiplication panmictique d'un hybride autotétraploïde entraîne un glissement vers des formes plus homozygotes (tabl. 8),

une augmentation de la fraction homogène des gamètes, une diminution du nombre d'allèles et d'interactions par locus au niveau de chaque plante (cf. V, B, C, D).

Nous devons en conséquence enregistrer au cours des générations de multiplication, et quelle que soit la nature de l'hétérosis, une diminution de vigueur au cours des générations de multiplication.

Diverses hypothèses explicatives du phénomène d'hétérosis ont été avancées dans ce texte ; il est bon de souligner que les valeurs calculées concernant l'évolution de la vigueur au cours des générations de multiplication dépendent pour une large part de l'hypothèse retenue.

*Reçu pour publication en avril 1970*

## SUMMARY

THE GENOTYPICAL STRUCTURE OF A PANMIXICALLY MULTIPLIED AUTOTETRAPLOID HYBRID.

I. — THEORETICAL MANIFESTATION OF THE PRINCIPAL PARAMETERS AND GENOTYPICAL STRUCTURES OF AN HYBRID PLANT AND POPULATION.

The purpose of this research is to define the genotypical structure of a panmixically multiplied hybrid plant and population. The main simplifying hypotheses are :

— the absence of equational exception $\alpha = 0$,

— all allelic frequencies are weak in the original population,

— the absence of selection and mutation during panmictic multiplication.

The following are considered successively :

I. — *Some characteristics of an autotetraploid plant* which are :

— the notion of structure for a locus, a genome, a plant, a population,

— the main parameters, P homogeneous part of the gametes, $\bar{f}$ number of allels per locus.

II. — *Some characteristics of an autotetraploid hybrid.* In particular, the partition G of the genome loci into 15 elementary sub-sets with clearly defined structure and development.

III. — *The first hybrid generation or* $F_1$ for which the characteristics are expressed simply in terms of P and P′, the homogeneous part the parental gametes.

IV. — *The panmixically balanced hybrid* for which all the characteristics of the plant and population are calculated in terms of the motherplants' structure.

V. — *Development of the hybrid during generations of multiplication.* Development of vigour is discussed in terms of different hypotheses concerning the nature of heterosis in the autotetraploids. They all conduce to a decrease in vigour during the multiplication generations.

The article finishes by a discussion of the first hypotheses and an elucidation of the method.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BENNETT J. H., 1953. Jonctions in inbreeding. *Genetica*, **26**, 392-406.

BERNINGER E. 1967 Contribution à l'étude des modalités d'expression de l'hétérosis chez les antotétraploïdes *Ann. Amélior. Plantes* **17**, 2, 93-104.

BUSBICE T. H., WILSIE C. P., 1966. Inbreeding depression and heterosis in autotetraploids with application to *Medicago sativa*. *Euphytica*, **15**, 1, 52-67.

DEMARLY Y., 1963. Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes. *Ann. Amélior. Plantes* **13**, 307-400.

DEMARLY Y., GALLAIS A., 1965-1969. Cours de génétique appliquée à l'amélioration des Plantes (ronéotypé 72 p.).

EAST E. M., 1936. Heterosis. *Genetics*, **21**, 375-397.

FAVRET, 1968 (*in verbis*).

GALLAIS A., 1967. Modèle pour l'étude des effets génétiques. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 3, 229-242.

GALLAIS A., 1967. Moyennes des populations tétraploïdes. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 3, 215-228.

GALLAIS A., 1968. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques tetraploïdes au cours des générations de multiplication, I. En panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **18**, 1, 5-15.

GALLAIS A., 1968. Étude théorique et comparée de la vigueur de différentes structures variétales chez les plantes allogames autotétraploïdes. *Ann. Amélior. Plantes*, **18**, 2, 99-124.

GALLAIS A., GUY P., LENOBLE M., 1970. Models for varieties in cross-fertilized forage plants. *Congrès des Herbages* (sous presse), Australie.

GILLOIS M., 1964. *La relation d'identité en Génétique*. Thèse, Doct. Sci. nat. Paris, Série A, n° 4380, n° d'ordre 5230, 295 p.

GUY P., 1966. Étude de l'évolution de quelques structures autotétraploïdes au cours des génération de multiplication. *XI^e Congrès Soc. ital. génét. agric.* Perugia

GUY P., 1968. Nombre de plantes nécessaires à la multiplication d'un hybride autotétraploïde. *Ann. Amélior. Plantes*, **18**, 4, 367-379.

GUY P., GENIER G., 1967. Structure et évolution au cours des générations de multiplication en pan mixie d'un hybride autotétraploïde. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 277-290.

HANSON C. H., AA, 1964. Performance of two clones crosses in Alfalfa and an anticipated self-pollination problem. *U. S. D. A. Techn. Bull.*, **1300**, 46 p.

HANSON W. D., 1959. The theoretical distribution of lenght of parental gene blocks in the gametes of an $F_1$ individual. *Genetics*, **44**, 197-209.

HANSON W. D., 1959. Theoretical distribution of the initial linkage block lenght intact in the gamete of a population intermated for *n* generations. *Genetics*, **44**, 838-846.

HANSON W. D., 1959. The break-up of initial linkage blocks under selected mating systems. *Genetics* **44**, 857-868.

HAYMAN B. I., 1957. Interaction, heterosis and diallel crosses. *Genetics*, **42**, 336-355.

HAYMAN B. I., 1960. The separation of epistatie from additive and dominance variation in generation means II. *Genetics*, **31**, 133-146.

KEMPTHORNE O., 1957. *An introduction to genetic statistics*. J. Wiley and Sons, New York, 545 p.

LAMOTTE M., 1951. *Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de* Cepea nemoralis. Thèse, Paris. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, suppl. 35.

LERNER I. M., 1958. *The genetic basis of selection*. J. Wiley, New York. 298 p.

L'HÉRITIER Ph., 1954. La Génétique des populations. *Traité de Génétique*, t. II, Presses Universitaires de France.

MATHER K., 1935. Reductional and equational separation of the chromosome in bivalents and multivalents. *J. Genet*, **30**, 53-78.

NITZCHE W., 1963. Zur Theorie der Erhaltungszucht bei Fremdbefruchtern. *Z. Pflanzenzücht*, **50**, 3, 308-314.

PAHLEN, 1968 (*in verbis*).

THEURER J. C., FILONG I. J., 1964. Comparative performance of diallel crosses and related second generation synthetics Alfalfa III. Forage yield. *Crop. Sci.*, **4**, 25-28.

VALDEYRON G., 1960. *Cours de Génétique*.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (3), 297-318.

# RECHERCHES SUR LES CAUSES GÉNÉTIQUES ET LES MÉCANISMES DE L'ALTERNANCE DU PRUNIER DOMESTIQUE (*PRUNUS DOMESTICA* L.)

## I. — Mise en évidence de deux caractères de productivité comme facteurs d'alternance. Incidence d'un élément du milieu sur l'expression de l'alternance et sa modification

J. COURANJOU
avec la collaboration technique de J. Chapa.

*Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,*
*Centre de Recherches de Bordeaux, 33-Pont-de-la-Maye*
*Institut national de la Recherche agronomique*

---

RÉSUMÉ

Deux variétés de Prunier domestique, l'une très alternante, l'autre à production régulière ont été étudiées comparativement. Les résultats indiquent que la variété alternante doit son comportement à une aptitude excessive à produire du fruit tandis que chez la variété régulière la production est incapable de dépasser un certain niveau ; or, on sait qu'une récolte excessive entraîne une très forte réduction du taux de bourgeons floraux l'année suivante (alternance). Ce niveau variétal de productivité est lui-même commandé par deux facteurs :

En premier lieu, l'aptitude à former des bourgeons floraux ; cette première cause d'alternance est confirmée par des résultats antérieurs sur deux autres variétés.

Ensuite, il existe chez la variété alternante une corrélation positive entre le taux de fructification des bourgeons floraux et le taux de ces bourgeons sur l'arbre. Ce caractère supplémentaire amplifie l'alternance, d'une part en élevant encore la productivité, point de départ du phénomène, d'autre part en réduisant la fructification des bourgeons floraux l'année de faible floraison. Au contraire, chez la variété régulière, le taux de fructification du bourgeon floral n'est pas modifié lorsqu'on fait varier le taux de formation des bourgeons floraux.

Cette étude met par ailleurs en évidence l'existence d'un seuil de production proportionnel à la vigueur de l'arbre ; le taux de bourgeons floraux en formation reste à son maximum tant que ce seuil n'est pas atteint.

La température durant la floraison conditionne l'intensité de la pollinisation par les abeilles. Ses effets sur la modification de l'alternance sont étudiés.

---

## INTRODUCTION

Le développement des arbres fruitiers des pays tempérés est représenté schématiquement dans la figure 1. Du fait de la superposition des cycles successifs du déve-

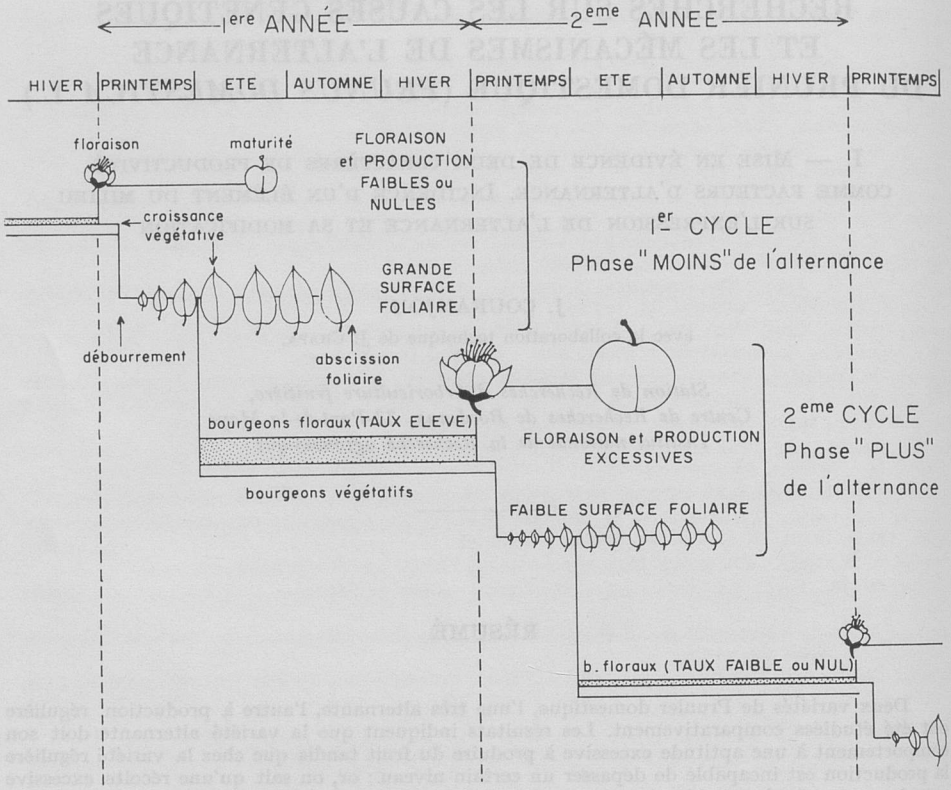



FIG. 1. — *Schéma du développement d'un arbre fruitier alternant*
(les cycles successifs se chevauchant dans le temps, la formation des bourgeons floraux a lieu pendant la croissance du fruit correspondant au cycle précédent)

loppement, deux phases appartenant à deux cycles différents sont en présence : le grossissement des fruits provenant des bourgeons floraux formés l'année précédente et la formation des bourgeons qui donneront naissance aux organes de l'année suivante (pousses et feuilles d'une part, fleurs et fruits d'autre part). On sait déjà depuis longtemps, sur arbres fruitiers tout au moins, que la quantité de bourgeons floraux formés est d'autant plus réduite que la charge en fruits est forte (GOURLEY, 1915 ; AUCHTER, 1919 ; ROBERTS, 1920 ; MAC CORMICK, 1933 sur Pommier ; TUKEY et EINSETT, 1939 sur Pêcher).

Ce fait ne présente d'inconvénients que dans la mesure où la charge est excessive ; dans ces conditions, la formation des bourgeons floraux n'a pas lieu et l'année suivante la récolte sera nulle ; alors, en l'absence de fruits, les bourgeons floraux

se formeront en quantité exagérée et un très grand nombre de fruits se développera sur l'arbre ; cette surabondance entraînera une réduction considérable de la taille et des qualités des fruits. C'est à ce phénomène d'origine interne qu'on donne le nom d'alternance mais son amplitude peut être moins importante que celle décrite ici.

Les nombreuses études de ce problème n'ont pas permis de déterminer s'il y avait simplement compétition entre le développement du fruit et la formation de bourgeons floraux ou bien inhibition exercée par le fruit.

Il convient de signaler que récemment CHAN et CAIN (1967) ont montré sur Pommier que seuls les pépins pouvaient être mis en cause, le reste du fruit ne jouant aucun rôle sur le taux de bourgeons floraux formés ; ce travail corrobore les observations de LUCKWILL (1966) qui sur la même espèce avait noté, dans un verger d'une variété très alternante, la régularité de production de deux arbres qui s'avéraient avoir un taux anormalement élevé de fruits parthénocarpiques.

Quoi qu'il en soit, pour supprimer l'alternance, il suffit de réduire le nombre de fruits (BAILEY, 1928 ; HOBLYN *et al.*, 1936 ; BOBB et BLAKE, 1938 ; FISHER et BRITTON, 1940 ; HARLEY *et al.*, 1942 ; BROWN, 1942 tous sur Pommier ; BOWMAN sur prunier). Les auteurs ont montré que cette opération était d'autant plus efficace qu'elle était effectuée plus tôt, c'est-à-dire plus près de la floraison et même avant (ALDRICH et FLECHTER, 1932 ; FISHER et BRITTON, 1940 ; HARLEY *et al.*, 1942 ; ALDRICH et WORK, 1934 ; BROWN, 1942 tous sur Pommier ; BOWMAN, 1941 sur Prunier domestique ; FISHER, 1951 sur Abricotier ; HOGSON et EGGERS, 1941 sur Oranger).

A l'extrême, une suppression totale des fleurs ou des jeunes fruits entraîne une inversion du rythme de production comme le notait déjà READ en 1931, puis HOBLYN *et al.* en 1936 et DULLUM en 1937. Cette propriété est utilisée dans les études de l'alternance de façon à disposer d'arbres en opposition dans des conditions de milieu identiques (celles du climat de l'année).

L'objet de cette étude est de comparer le comportement d'une variété très alternante à celui d'une variété à production régulière. Il existe en effet de telles variétés aussi bien chez le Pommier que chez le Prunier domestique et chez d'autres espèces. Un précédent travail avait permis de noter l'importance des réactions selon les variétés de Prunier domestique (COURANJOU, 1966) ; ce n'était en fait qu'une première étape dont le but était d'acquérir une connaissance assez générale du phénomène chez cette espèce ; on pouvait lui reprocher toutefois d'avoir utilisé un nombre trop réduit d'arbres. Cette nouvelle étude faite sur un nombre plus important d'individus se propose de rechercher certaines causes d'ordre génétique de l'alternance ou inversement de la régularité de production.

On peut en effet formuler deux hypothèses sur l'origine génétique de l'alternance ; elles ne s'excluent pas mutuellement.

*Première hypothèse : La régularité de production observée chez certaines variétés serait due à l'incapacité de porter une récolte excessive ;* dans ces conditions, la formation des bourgeons floraux peut se faire, on le sait, selon des taux suffisants ; ainsi la récolte suivante serait normale et d'année en année la production constamment régulière. Inversement, l'alternance proviendrait de l'*aptitude excessive à produire caractérisant les autres variétés ;* cette surabondance de fruits entraîne, on le sait, l'absence de fleurs l'année suivante ; l'absence de fruits qui en résulte permet à nouveau une formation exagérée de bourgeons floraux...

De toute façon, l'aptitude à produire est le résultat soit du nombre de bourgeons floraux que la variété peut former, soit de la fertilité du bourgeon floral, ou des deux à la fois.

*Deuxième hypothèse : la régularité de production serait le fait des variétés insensibles à la présence de fruits pour former leurs bourgeons floraux :* c'est au moins le cas des deux pommiers observés en conditions naturelles par LUCKWILL et dont il a été fait mention plus haut.

Ces différents points vont être successivement examinés.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Deux variétés ont été utilisées, l'une *Bonne de Bry*, très alternante, l'autre *Angelina Burdett*, à production régulière. Elles fleurissent très précocement avec un décalage entre elles de trois à quatre jours mais les floraisons s'étalant sur deux semaines environ, toutes deux bénéficient de conditions climatiques très semblables durant cette phase. Si la première peut dans une certaine mesure assurer sa propre fécondation, la seconde est auto-incompatible. Pour cette raison, le verger d'études comprend des rangs d'*Angelina Burdett* alternés avec ceux d'*Utility*, variété pollinisatrice à floraison également très précoce ; il est ceinturé par les arbres de *Bonne de Bry*. Planté au cours de l'hiver 1956-1957 et greffé sur divers clones ou types de Myrobolan, il est situé dans une île de la Garonne au sol homogène, près de Bordeaux. Ces porte-greffes sont très semblables et n'apportent aucune hétérogénéité à l'essai.

Tous ces arbres ont commencé à produire en 1964 à l'âge de sept ans. Leurs performances ont été enregistrées. En 1966 la récolte était nulle par absence de fécondation ; les arbres portaient donc en 1967 une quantité maximale de bourgeons floraux. C'est alors que sur certains d'entre eux les fleurs furent totalement supprimées au dinitro-orthocrésol ; un premier traitement à 2 500 p.p.m. fut pratiqué à la pleine floraison, l'autre à 1 000 p.p.m. huit jours plus tard. Sur seize arbres de *Bonne de Bry*, huit furent ainsi traités, contre trois arbres sur treize pour *Angelina Burdett*. Cette suppression des fleurs met les arbres en opposition de phase par rapport à ceux laissés comme témoins et l'inversion d'alternance entre les deux séries d'arbres se maintient les années suivantes.

Durant le temps de l'étude, c'est-à-dire de 1967 à 1969, les bourgeons et les fruits ont été comptés pour chaque arbre, sur deux à quatre branches ; celles-ci étaient choisies de façon à se trouver réparties dans les différentes directions et situées à une même hauteur ; leurs dimensions étaient telles que pour chaque arbre l'échantillonnage s'élevait à un total de 1 500 à 3 000 bourgeons.

Certaines autres données mentionnées dans le texte proviennent soit du précédent essai (COURANJOU, 1966) soit d'essais en cours, effectués selon la même méthodologie.

## RÉSULTATS

### I. — FACTEURS VARIÉTAUX DE LA RÉGULARITÉ OU DE L'IRRÉGULARITÉ DE PRODUCTION

Les deux hypothèses précédemment formulées demandent, pour être vérifiées ou rejetées, l'étude d'un certain nombre de points ; ceux-ci seront abordés dans un ordre chronologique ; dans un premier temps il conviendra de déterminer l'aptitude des variétés à former des bourgeons floraux (*première hypothèse*) ; ensuite, il faudra essayer de préciser si en présence de fruits la réduction du nombre de bourgeons floraux formés est de même importance chez les deux variétés (*deuxième hypothèse*) ; enfin, il restera à analyser l'aptitude variétale du bourgeon floral à donner du fruit (*première hypothèse*).

A. — *Aptitude variétale à former des bourgeons floraux*
(taux maximum de bourgeons floraux réalisables suivant les variétés)

*Définition : Le taux de bourgeons floraux* sera exprimé par le pourcentage des bourgeons de cette catégorie par rapport à l'ensemble des bourgeons végétatifs et floraux. Les comptages se faisant juste avant l'ouverture des fleurs, il ne s'agit pas exactement de tous les bourgeons floraux formés mais seulement de ceux arrivés jusqu'au stade floraison.

Le taux de bourgeons floraux est maximum lorsqu'ils se sont formés en l'absence totale de fruits sur l'arbre. En 1966, l'absence quasi complète de fécondation réalisait cette condition. L'année suivante, l'expérience était répétée artificiellement par suppression des fleurs sur les arbres traités. Les taux observés en 1967 et 1968 ont été très voisins pour une même variété ; ainsi, pour ces deux années, celui d'*Angelina Burdett* n'atteignait environ que les trois quarts de celui de *Bonne de Bry*, ceci à une très forte probabilité de signification (tabl. 1).

TABLEAU I

*Aptitude variétale à former des bourgeons floraux exprimée par les taux d'induction maximaux* (bourgeons floraux × 100/bourgeons totaux) *réalisés en absence de fruits sur l'arbre*

| | | 1967 | | 1968 | |
|---|---|---|---|---|---|
| *Bonne de Bry* (très alternante) | Chiffres extrêmes observés | 60,8 | 79,1 | 73,9 | 77,0 |
| | Moyenne des arbres | **72,7** | | **75,5** | |
| *Angelina Burdett* (régulière) | Chiffres extrêmes observés | 45,2 | 59,5 | 52,1 | 64,9 |
| | Moyenne des arbres | **52,3** | | **59,6** | |
| Comparaison des taux entre les deux variétés par test *t* après transformation angulaire. | | Très hautement significatifs ($p > 0{,}001$) | | Très hautement significatifs ($p > 0{,}001$) | |

Ces résultats ne font d'ailleurs que confirmer ceux de l'étude précédente faite dans un milieu un peu différent ; les taux maximaux de bourgeons floraux avaient été :

*Bonne de Bry* 73,9 p. 100
*Angelina Burdett* 64,9 p. 100

Signalons que deux autres variétés de ce même essai ont été suivies par la suite pendant plusieurs années. Leurs taux maximaux ont été :

*Prune d'Ente* 64,1 p. 100 (variété à alternance moyenne),
*Reine-Claude* 85,4 p. 100 (variété très alternante),

Dans un essai plus récent, le taux maximum pour *Prune d'Ente* a été encore de 64,9 p. 100.

Ainsi ce seul caractère indique déjà chez ces quatre variétés une aptitude plus ou moins marquée à alterner. Toutes choses égales par ailleurs, la valeur de ce taux maximum doit en effet retentir sur le niveau de production et par conséquent sur l'amplitude de l'alternance.

Nous avons pu noter depuis 1963 à partir d'un certain nombre d'essais, que l'on obtenait une production régulière sur variétés alternantes lorsque le taux de bourgeons floraux ne dépassait pas un chiffre voisin de 50 p. 100. Sur cette base, les performances d'*Angelina Burdett* indiqueraient donc que, même en forçant cette variété à alterner, elle se montre à peu près incapable de le faire.

*Remarque.* — Il faut noter que même en l'absence de fruits, le taux maximum de bourgeons floraux n'est pas toujours atteint. Ainsi, *Prune d'Ente,* dans un autre milieu, a eu en moyenne en 1967 un taux de 47,7 p. 100 seulement, après une récolte presque nulle. Il s'agit très probablement là de l'influence d'un facteur du milieu qui n'a pu être précisé pour l'instant.

### B. — *Variation du taux de bourgeons floraux en fonction de la charge en fruits de l'année précédente*

Le taux maximal de bourgeons floraux ayant été déterminé pour chacune des variétés étudiées, il convient d'analyser maintenant l'influence de la présence de fruits sur ce taux. Cette étude présente deux aspects :

• *Un aspect général :* comment se comporte l'induction en fonction de la charge ? Autrement dit : quelle est la forme exacte de la relation générale inverse liant le taux de bourgeons floraux formés à la charge portée par l'arbre pendant le même temps ?

• *Un aspect génétique :* cette relation a-t-elle les mêmes valeurs suivant les variétés ? Autrement dit : une même charge a-t-elle pour les différentes variétés un effet aussi marqué sur le taux de bourgeons floraux produits ?

#### 1. Aspect général : *Nature de la relation « charge en fruits - taux de bourgeons floraux observés l'année suivante ».*

*Remarques :*

Tout d'abord, il convient de noter que l'expression de la charge est chose difficile, la production n'ayant aucune signification en soi, si l'on ne tient pas compte du volume de l'arbre.

Or, dans un verger aussi homogène soit-il par l'âge, le porte-greffe, le clone et le sol, la vigueur varie d'un arbre à l'autre. Toutes choses égales, la production est liée à cette vigueur, un volume plus important étant susceptible de porter davantage de fruits (fig. 2) ; parfois même, à une variation assez réduite de volume de l'arbre mesuré par la circonférence du tronc, correspond une variation importante de production. Cette relation vigueur - production fait que deux arbres ayant produit le même poids de fruits ont eu en réalité, si leur volume n'est pas le même, une charge relative très différente et, par suite, ils induisent des bourgeons floraux selon des taux très dissemblables (fig. 3).

Pour les mêmes raisons, il faut être prudent lorsqu'on compare, entre années les effets de la récolte sur l'induction florale, car avec l'âge les vigueurs aug-

mentent et si 150 kilogrammes de fruits annulent la formation de bourgeons floraux sur des arbres de douze ans, il se peut qu'à quinze ans il faille plus de 200 kilogrammes pour aboutir au même résultat (fig. 3 et 4).

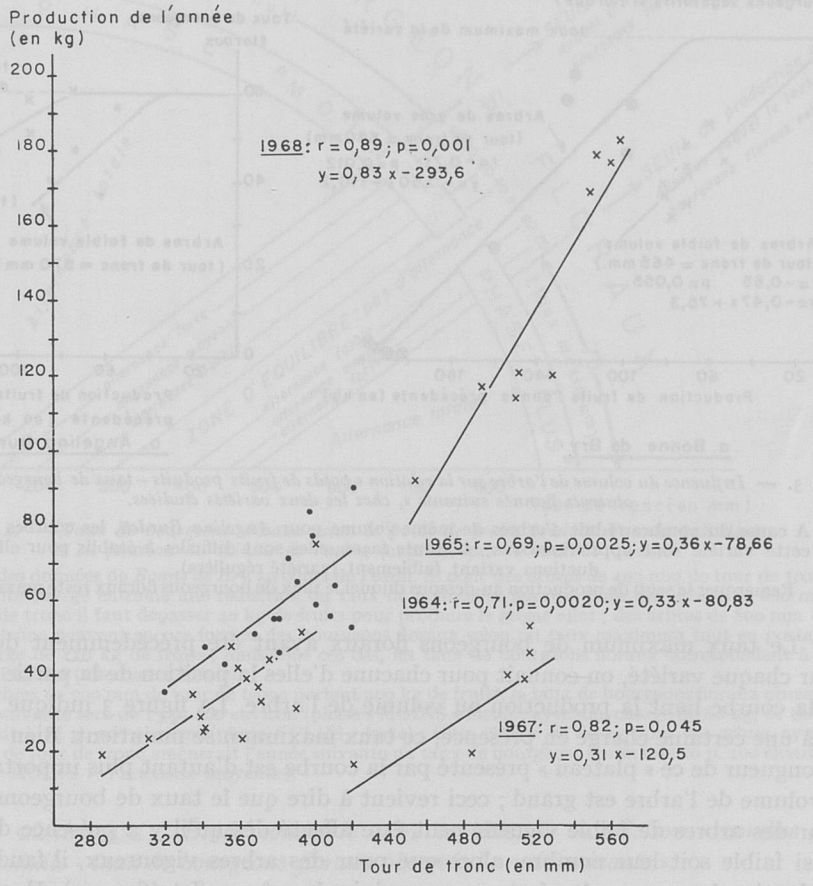



FIG. 2. — *Relations observées entre la production de fruits et la vigueur de l'arbre mesurée au tour de tronc* (variété *Prune d'Ente*). *Chaque point correspond à un arbre.*

Il convient à ce propos de signaler en passant que la méthodologie parfois adoptée consistant à exprimer la charge relative au volume de l'arbre par des coefficients utilisant le poids de récolte et la vigueur mesurée au tronc (circonférence, surface de section...) ne paraît pas satisfaisante si le choix de ce coefficient est arbitraire. Si l'on veut opérer ainsi, celui-ci doit être déterminé dans chaque cas à partir de la régression de la production sur le volume de l'arbre.

Pour surmonter les difficultés dues à la variation de vigueur, le plus simple est évidemment de choisir, quand on le peut, des arbres aussi identiques que possible.

Pour ce type d'analyse, on a donc écarté certains arbres de l'essai de façon à ne prendre en considération que ceux de même vigueur, et encore pour ceux-ci était-il

nécessaire que les productions soient suffisamment différentes entre elles pour permettre de préciser la nature de la relation.

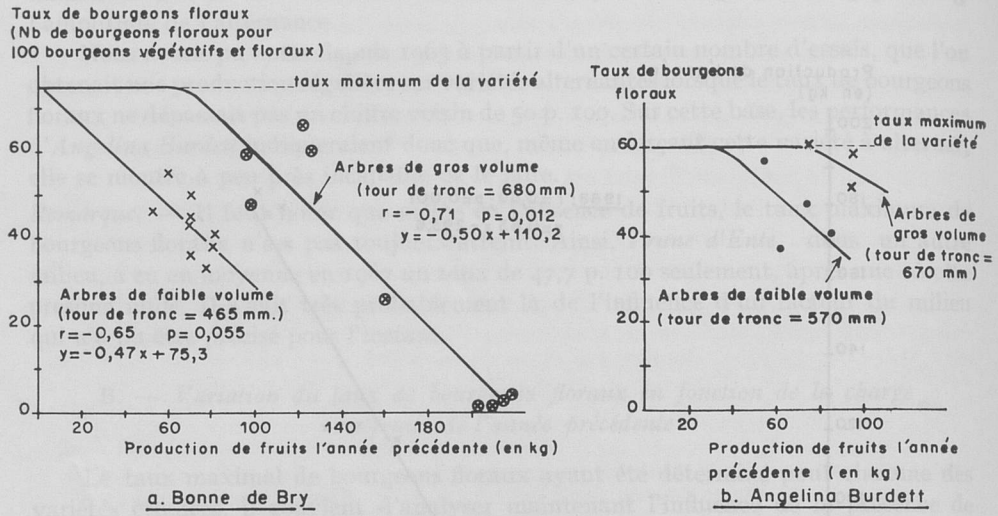



FIG. 3. — *Influence du volume de l'arbre sur la relation « poids de fruits produits – taux de bourgeons floraux observés l'année suivante », chez les deux variétés étudiées.*

A cause du nombre réduit d'arbres de même volume pour *Angelina Burdett*, les courbes relatives à cette variété sont approximatives; de toute façon, elles sont difficiles à établir pour elle, les productions variant faiblement (variété régulière).

Remarquer le seuil de production au-dessous duquel le taux de bourgeons floraux reste maximum.

Le taux maximum de bourgeons floraux ayant été précédemment déterminé pour chaque variété, on connaît pour chacune d'elles la position de la partie extrême de la courbe liant la production au volume de l'arbre. La figure 3 indique que jusqu'à une certaine charge en présence, ce taux maximum se maintient. Bien entendu la longueur de ce « plateau » présenté par la courbe est d'autant plus importante que le volume de l'arbre est grand ; ceci revient à dire que le taux de bourgeons floraux pour des arbres de faible vigueur peut être affecté dès qu'il y a présence de fruits aussi faible soit leur nombre, alors que pour des arbres vigoureux, il faudrait une production beaucoup plus forte pour produire le même effet (fig. 3 *a*). Ensuite, au-dessus d'une certaine charge, la régression devient apparemment linéaire (fig. 3).

Les données de la figure 3 *a* sont exprimées d'une autre manière dans la figure 4, de façon à extrapoler les données obtenues aux différentes vigueurs.

Ces faits expliquent certains résultats de l'étude publiée précédemment (COURANJOU, 1966). Chez les variétés *Madame Guttin* et *Bonne de Bry*, le taux de bourgeons floraux formés en présence de fruits restait aussi élevé que lorsque la récolte avait été précocement supprimée ; or, dans cet essai, la charge en fruits s'élevait seulement à 44 kg pour la première et à 61 kg pour la seconde. Il était alors difficile de savoir s'il y avait réellement insensibilité à la présence de fruits ou si la charge était trop faible pour entraîner des modifications de taux de bourgeons floraux. On peut affirmer maintenant qu'en ce qui concerne *Bonne de Bry*, l'absence de réaction provenait d'une production insuffisante pour réduire le nombre de bourgeons floraux qui ainsi restait à sa valeur maximum.

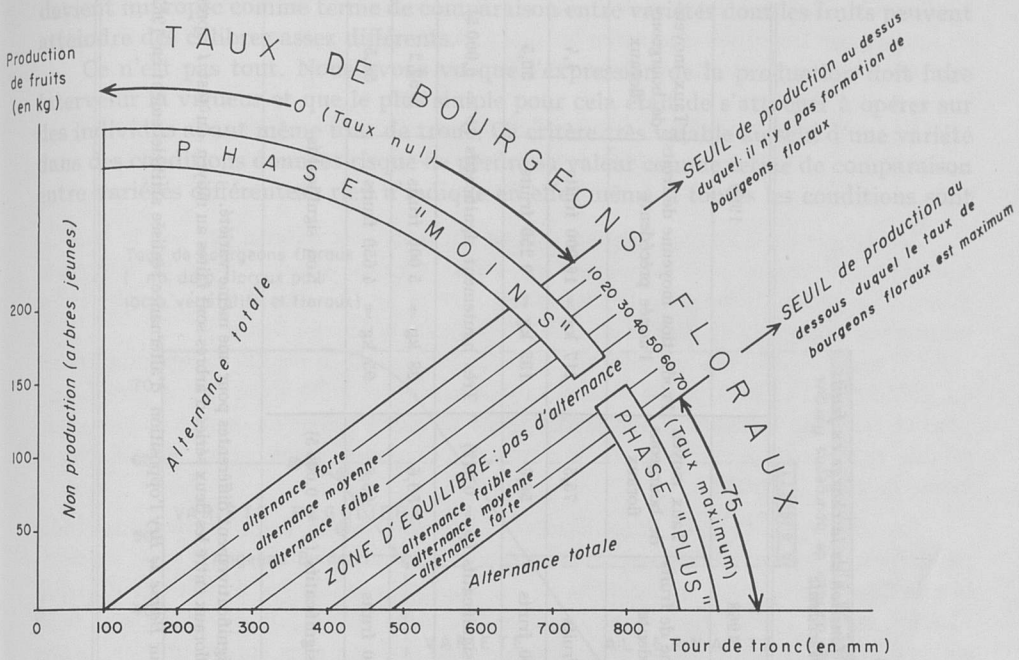



FIG. 4. — *Taux de bourgeons floraux selon le poids de fruits produits l'année précédente et en fonction du volume de l'arbre* (exprimé par le tour de tronc).

Schéma tiré des données de *Bonne de Bry* au cours de l'essai. Si pour des arbres de 400 mm de tour de tronc la moindre charge entraîne une réduction du taux de bourgeons floraux, pour des arbres de 600 mm de tour de tronc il faut dépasser 40 kg de fruits pour produire le même effet ; des arbres de 800 mm de tour de tronc peuvent encore former des bourgeons floraux selon un taux maximum tout en portant une charge de 110 kg de fruits ; dans tous ces cas, les taux de bourgeons floraux correspondent à la phase « PLUS » (alternance totale).

Si des arbres de 700 mm de tour de tronc portent 200 kg de fruits, le taux de bourgeons floraux observé l'année suivante sera de 13 p. 100 environ (phase « MOINS » forte) ; avec une charge de 80 kg, ce taux s'élèverait à 72 p. 100 environ (phase « PLUS » forte) ; cette charge de 80 kg pour des arbres ayant 400 mm de tour de tronc amènerait l'année suivante un taux de bourgeons floraux de 20 p. 100 environ (phase « MOINS » d'intensité moyenne).

2. ASPECT GÉNÉTIQUE : *Étude comparée entre variétés, de la relation « nombre de fruits produits - taux de bourgeons floraux observés l'année suivante ».*

*Remarques :*

Si la charge est difficile à exprimer pour différents arbres d'une variété, de nouveaux obstacles surgissent lorsque l'on cherche à la comparer entre variétés.

Tout d'abord, il ne faut plus faire intervenir dans cette donnée le poids de fruits mais leur nombre ; différents travaux montrent en effet que l'éclaircissage restaure l'aptitude à former des bourgeons floraux même s'il est pratiqué de façon à laisser l'arbre produire un poids maximum, la perte en nombre de fruits étant compensée, si l'intervention n'est pas exagérée, par l'augmentation du calibre des fruits (MAC CORMICK, 1933 ; BOBB et BLAKE, 1938). CHAN et CAIN en 1967 ont montré de manière différente que le poids de fruits n'était pas en cause, seul le nombre de pépins intervenant dans le phénomène.

Si donc pour les différents arbres d'une variété, dans un milieu donné, il n'y a pas d'inconvénients à utiliser le poids de récolte dans l'expression de la charge, cela

TABLEAU 2

*Variation du taux de bourgeons floraux en fonction de la charge en fruits sur l'arbre l'année précédente*

| | | Vigueur moy. (en mm de tour de tronc- en hiver 1968 1969) (1) | 1968 | | 1969 | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Production moyenne de fruits l'année précédente | Taux moyen de bourgeons floraux | Production moyenne de fruits l'année précédente | Taux moyen de bourgeons floraux |
| *Bonne de Bry* (variété très alternante) | Arbres traités | 680 | 1,6 kg = 60 fruits | 75,5 | 217 kg = 16 900 fruits | 1,4 |
| | Arbres témoins | 675 | 49,0 kg = 3 000 fruits | 56,6 | 135 kg = 9 250 fruits | 50,5 |
| | Comparaison des taux de bourgeons floraux (2) | | Très hautement significatifs ($p = 0{,}012$) | | Très hautement significatifs ($p = 0{,}000\,5$) | |
| *Angelina Burdett* (variété régulière) | Arbres traités | 655 | 0 kg | 59,6 | 98 kg = 5 000 fruits | 52,2 |
| | Arbres témoins | 641 | 84,5 kg = 4 150 fruits | 45,8 | 95 kg = 4 650 fruits | 58,5 |
| | Comparaison des taux de bourgeons floraux (2) | | Très hautement significatifs ($p = 0{,}000\,5$) | | Non significatifs | |

(1) Les vigueurs entre séries d'arbres témoins et séries d'arbres traités ne sont pas significativement différentes pour une même variété.

(2) Pour chaque année et chaque variété, les comparaisons des taux de bourgeons floraux entre les deux séries d'arbres sont faites au moyen du test $t$ après transformation angulaire.

Remarquer, en 1969, la régularisation qui s'opère sur *Angelina Burdett* alors que pour *Bonne de Bry* l'opposition d'alternance réalisée artificiellement en 1967 se maintient encore fortement en 1969.

devient impropre comme terme de comparaison entre variétés dont les fruits peuvent atteindre des calibres assez différents.

Ce n'est pas tout. Nous avons vu que l'expression de la production doit faire intervenir la vigueur et que le plus simple pour cela était de s'attacher à opérer sur des individus ayant même tour de tronc. Ce critère très valable au sein d'une variété dans des conditions données risque de perdre sa valeur comme terme de comparaison entre variétés différentes ; rien n'indique en effet même si toutes les conditions sont

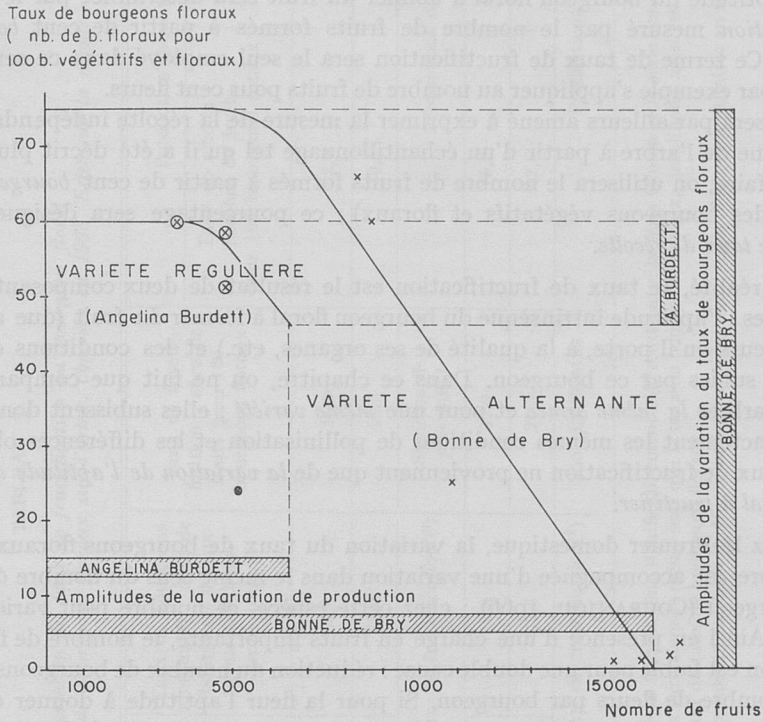



FIG. 5. — *Comparaison, entre la variété alternante et la variété régulière, de la relation « quantité de fruits produits – taux de bourgeons floraux observés l'année suivante » sur des arbres de même volume, de même âge, observés dans le même milieu.*

Des différences variétales ne semblent pas apparaître. A noter par ailleurs, pour la variété alternante *Bonne de Bry*, la possibilité de produire à l'excès (jusqu'à 1 7000 fruits) ce qui entraîne en ce cas l'absence des bourgeons floraux l'année suivante : il en résulte de très grandes variations dans la production (et dans le taux de bourgeons floraux) ; la variété régulière *Angelina Burdett* à cause d'une aptitude limitée à produire (6 700 fruits au plus au cours de l'essai) peut former une quantité suffisante de bourgeons.

par ailleurs identiques que la relation qui lie la vigueur du tronc au volume de l'arbre et plus précisément au « volume productif » soit la même pour toutes les variétés. Même l'utilisation du « volume de l'arbre » reste encore difficile dans l'expression de la charge à cause des différences variétales (port de l'arbre et mode de fructification).

Finalement la sensibilité à la présence de fruits, pour ce qui est de former des bourgeons floraux, est malaisée à comparer avec une rigueur suffisante, entre variétés.

De plus, avec un nombre trop réduit d'arbres, cette analyse n'a pu être faite ;

d'ailleurs la relation « nombre de fruits - taux de bourgeons floraux l'année suivante » ne semble pas très différente entre les deux variétés ; chez *Angelina Burdett*, malgré son caractère de régularité, ce taux est affecté par la charge.

### C. — *Variation de l'aptitude variétale du bourgeon floral à donner du fruit, en fonction de la production de l'année précédente*

*Définitions.*

L'aptitude du bourgeon floral à donner du fruit sera déterminée par le *taux de fructification* mesuré par le nombre de fruits formés à partir de cent *bourgeons floraux*. Ce terme de taux de fructification sera le seul employé dans ce sens et ne saurait par exemple s'appliquer au nombre de fruits pour cent fleurs.

On sera par ailleurs amené à exprimer la mesure de la récolte indépendamment du volume de l'arbre à partir d'un échantillonnage tel qu'il a été décrit plus haut ; pour ce faire, on utilisera le nombre de fruits formés à partir de cent *bourgeons* (ensemble des bourgeons végétatifs et floraux) ; ce pourcentage sera désigné par le terme de *taux de récolte*.

En réalité, le taux de fructification est le résultat de deux composantes indépendantes : l'aptitude intrinsèque du bourgeon floral à former du fruit (due au nombre de fleurs qu'il porte, à la qualité de ses organes, etc.) et les conditions de pollinisation subies par ce bourgeon. Dans ce chapitre, on ne fait que comparer deux séries d'arbres *la même année* et pour une *même variété* : elles subissent donc toutes deux exactement les mêmes conditions de pollinisation et les différences observées sur le taux de fructification ne proviennent que de *la variation de l'aptitude du bourgeon floral à fructifier*.

Chez le Prunier domestique, la variation du taux de bourgeons floraux formés sur l'arbre est accompagnée d'une variation dans le même sens du nombre de fleurs par bourgeon (COURANJOU, 1966) : chez cette espèce, ce nombre peut varier de un à trois. Ainsi en présence d'une charge en fruits importante, le nombre de fleurs en formation est faible pour une double cause : réduction du nombre de bourgeons floraux et du nombre de fleurs par bourgeon. Si pour la fleur l'aptitude à donner du fruit est constante, au niveau du bourgeon elle variera suivant le nombre de fleurs portées ; c'est dire finalement que cette aptitude du bourgeon variera dans le même sens que le taux de bourgeons floraux sur l'arbre.

C'est bien ce qui a été observé pour *Bonne de Bry* : le taux de fructification a été effectivement différent en 1968, entre les deux séries d'arbres en opposition d'alternance (1). Ce taux a varié dans le même sens que le taux de bourgeons floraux formés. Pendant le même temps, *Angelina Burdett*, quant à elle, a eu une réaction inverse qui en réalité n'est pas significative (tabl. 3).

Revenons à *Bonne de Bry* : l'année suivante, la série des arbres traités a porté si peu de bourgeons floraux par suite de la production excessive de 1968, que le taux

(1) En fait cette opposition est relative. La série témoin se trouve en réalité en 1968, non pas en phase de sous-production mais en production moyenne équilibrée grâce à un assez bon taux de bourgeons floraux, lui-même dû à la récolte un peu faible de l'année précédente. En 1967, si cette série témoin avait en effet un taux maximum de bourgeons floraux correspondant ainsi à la phase de *production excessive*, les mauvaises conditions de l'année au moment de la pollinisation ont contrarié la réalisation de cette phase de l'alternance. Si ces conditions avaient été favorables, cette série d'arbres aurait produit en moyenne 200 kg environ en 1967 et se trouverait réellement en phase de *sous-production* en 1968.

TABLEAU 3

*Variation du taux de fructification du bourgeon floral en fonction du taux de bourgeons floraux sur l'arbre, observée en 1968. Effet sur la récolte.*

| | | Taux de bourgeons floraux (1) : nbre de bourgeons floraux pour 100 bourgeons totaux | Taux de fructification : nbre de fruits pour 100 bourgeons floraux | Production moyenne par arbre | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Taux de récolte : nombre de fruits pour 100 bourgeons totaux | Poids de fruits en kg |
| *Bonne de Bry* (variété très alternante) | Arbres témoins | 56,6 | 38,3 | 23,9 | 135 |
| | Arbres traités | 75,5 | 46,6 | 39,1 | 217 |
| | Comparaison des taux de fructification (1) | | Significatifs $p = 0{,}021$ | Productions différentes | |
| *Angelina Burdett* (variété régulière) | Arbres témoins | 45,8 | 32,9 | 15,2 | 95 |
| | Arbres traités | 59,6 | 21,5 | 12,5 | 98 |
| | Comparaison des taux de fructification (2) | | Non significatifs | Productions égales | |

(1) Pour chacune des variétés, les taux de bourgeons floraux sont significativement différents entre la série témoin et la série des arbres traités (voir tabl. 2) Chez la variété alternante, le taux de fructification varie dans le même sens que le taux de bourgeons floraux, amplifiant ainsi les effets d'alternance, tandis que chez la variété régulière, ce taux semble indépendant du taux de bourgeons floraux.

(2) Pour chaque année et chaque variété, les comparaisons des taux de fructification entre les deux séries d'arbres sont faites au moyen du test *t* après transformations angulaires.

de fructification ne peut en être analysé ; mais sur les arbres de la série témoin, grâce à une certaine fluctuation du taux de bourgeons floraux formés, on peut constater encore une corrélation positive entre l'aptitude de ces bourgeons à fructifier et leur taux sur l'arbre (fig. 6).

*Bonne de Bry* manifeste donc une réaction supplémentaire d'alternance à la phase de formation du fruit ; cela se traduit par des productions très différentes entre les deux séries d'arbres. Ce comportement n'apparaît pas chez la variété régulière *Angelina Burdett* et en 1968 les charges des arbres traités et celles des arbres témoins sont similaires (tabl. 3).

Le comportement d'*Angelina Burdett* est à rapprocher de celui de *Prune d'Ente* dont le niveau d'alternance est moyen ; lors d'une précédente étude (COURANJOU, 1966), cette variété avait manifesté, deux ans de suite, une réaction tendant à atténuer les effets marqués de l'alternance enregistrés lors de la floraison : en effet, le taux de fructification variait à l'inverse du taux de bourgeons floraux formés. Des essais

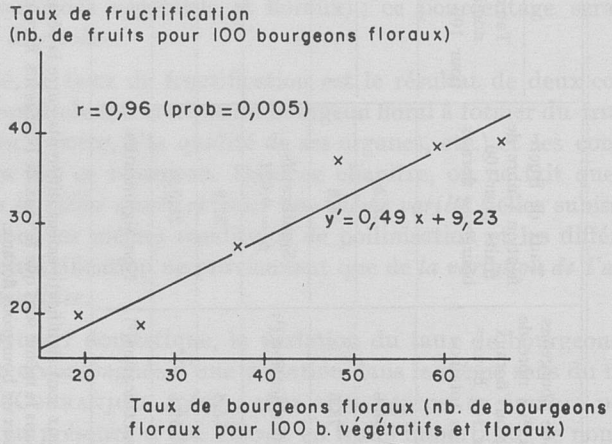



FIG. 6. — *Variation du taux de fructification* (nombre de fruits pour 100 bourgeons floraux *en fonction du taux de bourgeons floraux observés sur les arbres de la série « témoin » de la variété* Bonne de Bry *en 1969.*

plus récents menés sur deux séries de trois arbres en opposition d'alternance n'ont pas pour l'instant confirmé ces résultats, les taux de fructification n'étant pas significativement différents quand les taux de bourgeons floraux varient. Mais de toute façon, au cours de nos études sur cette variété, le taux de fructification n'a jamais varié dans le même sens que celui des bourgeons floraux comme on le constate pour *Bonne de Bry*. Sur ce point, *Prune d'Ente* et *Angelina Burdett* auraient encore un comportement analogue.

## II. — MODIFICATION DES EFFETS DE L'ALTERNANCE PAR LA TEMPÉRATURE AU COURS DE LA FLORAISON

Il serait regrettable de clore cette étude sans signaler certains effets du milieu sur l'expression de l'alternance qui par suite modifient son intensité dans les années qui suivent.

*Définitions*

Le cycle du développement marqué par une production excessive sera désigné par le terme de *Phase « PLUS »* de l'alternance, le cycle correspondant à une production nulle ou très faible étant désigné par celui de *Phase « MOINS »*. Cependant, les cycles, et par conséquent les phases de l'alternance, se superposant dans le temps (fig. 1), on dira par extension en parlant d'un arbre au cours de l'été, qu'il est en phase « PLUS » s'il est en année de production excessive, bien que pendant le même temps il soit en phase « MOINS » pour ce qui est de la formation des bourgeons floraux; inversement on dira qu'il est en phase « MOINS » dans le cas contraire, sans tenir compte de la formation concomitante de bourgeons floraux selon des taux très élevés correspondant à la phase « PLUS ».

De nombreux facteurs externes commandent indirectement la production par l'intermédiaire de la nutrition, de l'assimilation chlorophyllienne, etc. Mais d'autres agissent beaucoup plus directement et plus rapidement. C'est le cas de la température qui, lorsqu'elle est suffisamment basse, peut détruire les fleurs et les fruits. Mais entre 0°C et 5°C, si elle n'entraîne pas la mort des organes reproducteurs, elle empêche toutefois la fécondation en inhibant la croissance du tube pollinique (FULFORD, 1965). Lorsqu'elle est un peu plus élevée, elle joue un rôle indirect mais déterminant sur la pollinisation. Celle-ci exige en effet la présence d'insectes butineurs. Si les bourdons sortent à des températures relativement basses, les abeilles, qui constituent l'essentiel de la faune pollinisatrice, ne travaillent que lorsque la température est égale ou supérieure à 15,5°C (FULFORD, 1965). Certains autres facteurs, comme la pluie, le vent, la nébulosité, peuvent de surcroît modifier leur activité.

*Remarque*

L'importance relative de la pollinisation suivant les années peut être mesurée par le taux de fructification à condition de comparer des bourgeons floraux ayant même aptitude à fructifier ; pour *Angelina Burdett* on a vu que cette aptitude ne varie pas significativement lorsque le taux de bourgeons floraux varie ; pour *Bonne de Bry*, dont ce n'est pas le cas, nous avons étudié séparément ce qui se passe en présence d'un taux équilibré de bourgeons floraux (42,5 p. 100 à 56,6 p. 100) et en présence d'un taux élevé (73,0 p. 100 à 75,5 p. 100).

Pour ces raisons, sur la figure 7 représentant l'influence du nombre d'heures de températures supérieures ou égales à 15,5°C, sur le taux de fructification, une seule courbe correspond à *Angelina Burdett* au cours des quatre années de l'étude, tandis que *Bonne de Bry* est représentée par deux courbes.

Cependant si, dans l'ensemble, l'intensité de la pollinisation est en harmonie parfaite avec les températures, on constate pour cette dernière variété une anomalie en 1969 ; cette année-là, la série d'arbres qui se trouvait en phase « MOINS » avait un taux de bourgeon floraux extrêmement bas (1,4 p. 100) ne permettant plus d'apprécier correctement le taux de fructification de ces bourgeons ; mais l'autre série portait un taux très suffisant de bourgeons à fleurs ; durant la floraison, la température est restée basse, inférieure à 15°C, et les abeilles n'ont pas travaillé dans le verger ; malgré cela, au lieu de la fécondation nulle qui était attendue, le taux de pollinisation fut relativement élevé, comme s'il y avait eu 16 ou 17 heures de températures supé-

rieures ou égales à 15,5°C. Il ne semble pas que le vent soit à mettre en cause, car il ne s'est pas manifesté davantage cette année-là. La variété *Bonne de Bry* étant partiellement autocompatible, il est probable qu'une autofécondation limitée ait eu lieu sans intervention des abeilles ; mais dans des conditions semblables ce phénomène ne s'est pas produit en 1966. A ce propos, FULFORD (1965) signale qu'en 1962 et 1963 la variété de Pommier *Cox Orange* porta de bonnes récoltes à East Malling alors que pendant la floraison les conditions étaient défavorables à l'activité des abeilles.

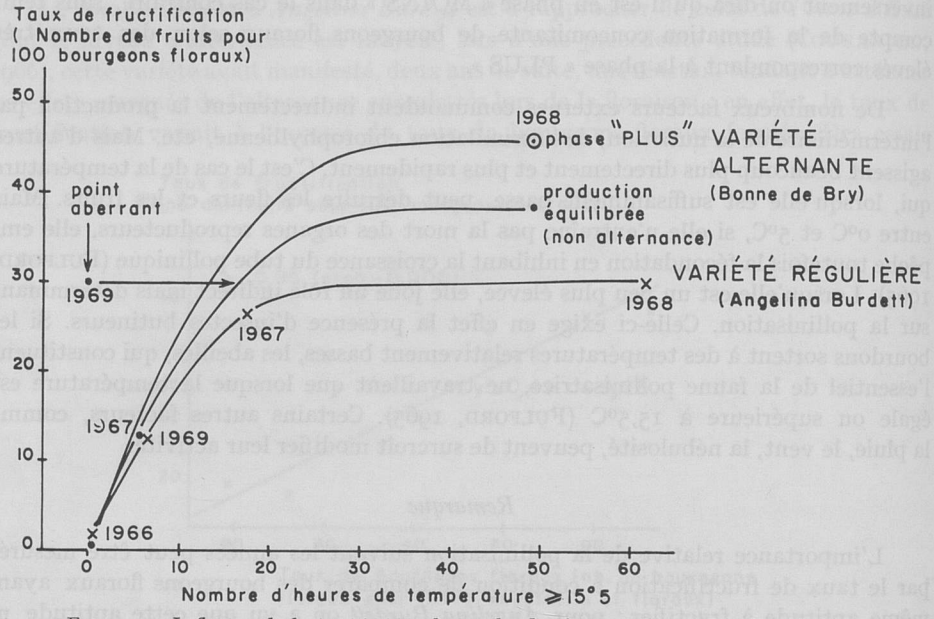



FIG. 7. — *Influence de la température durant la floraison sur le taux de fructification.*

Ce qui doit ici retenir notre attention, c'est l'influence des conditions de pollinisation sur l'alternance : d'abord sur son expression et, partant, l'altération de son intensité dans les années qui suivent. Ceci est détaillé dans le tableau 4 pour *Bonne de Bry*. Les arbres de cette variété au début de l'année 1966, se trouvaient à peu près en équilibre ; ils entraient à ce moment dans leur troisième année de production et n'avaient pas manifesté jusque-là d'alternance caractérisée. Les températures très basses à la floraison empêchèrent à peu près complètement la pollinisation, entraînant une récolte quasiment nulle ; dès lors le phénomène était déclenché et se traduisait l'année suivante par un taux de bourgeons floraux maximum. Mais à nouveau les conditions de température vinrent modifier les choses, en réduisant le temps de pollinisation à six heures. Comme la floraison était très abondante, la récolte ne fut pas trop fortement réduite et put atteindre un niveau intermédiaire entre une production équilibrée incapable d'entraîner l'alternance et une production très faible. Dans les deux années qui suivirent, la pollinisation fut assurée normalement et la faible intensité d'alternance obtenue dès 1967 fut maintenue. Pour ce qui est des arbres traités mis artificiellement en phase « MOINS » en 1967 par suppression totale

TABLEAU 4. *Comportement de la variété* Bonne de Bry *en fonction de la température au cours de la floraison*

| | Arbres non traités | | | | Arbres traités (suppression totale des fleurs en 1967) = *série traitée* | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Tous les arbres de l'essai | *Série témoin* | | | | |
| | 1966 | 1967 | 1968 | 1969 | 1968 | 1969 |
| Taux de bourgeons floraux (nombre de bourgeons floraux pour 100 bourgeons végétatifs et floraux). | 42,5 (moyen à un peu faible) | 73,0 (maximum) | 56,6 (moyen à assez fort) | 50,5 (moyen) | 75,5 (maximum) | 1,4 (très bas) |
| PHASE DE L'ALTERNANCE au stade FLORAISON. | NEUTRE à « MOINS » | « PLUS » | NEUTRE à « PLUS » | NEUTRE | « PLUS » | « MOINS » |
| Température au cours de la floraison en nombre d'heures ⩾ 15,5°C. | 30 mn (très basse) | 6 h (basse) | 49 h (élevée) | 0 h 0 mn (très basse) | 49 h (élevée) | 0 h 0 mn (très basse) |
| Taux de fructification (nbre de fruits pour 100 bourgeons floraux). | 1,5 (très faible) | 12,9 (faible) | 38,3 (moyen) | 30,1 (moyen) | 46,6 (fort) | Indéterminé à cause du nbre très réduit de bourgeons floraux. |
| Taux de production (nbre de fruits pour 100 bourgeons végétatifs et floraux).<br>Production en kg/arbre. | 0,7<br>4,5 | 9,3<br>49 | 21,6<br>135 | 17,8<br>72 | 34,4<br>217 | Indéterminé<br>1,7 |
| PHASE DE L'ALTERNANCE au stade RÉCOLTE après effet des conditions de pollinisation. | « MOINS » | NEUTRE à « MOINS » | NEUTRE à « PLUS » | NEUTRE à « MOINS » | « PLUS » | « MOINS » |
| EFFET DE LA TEMPÉRATURE sur L'ALTERNANCE | Mise en alternance totale par amplification de la phase « MOINS » (d'où phase « PLUS » au stade floraison l'année suivante). | Remise partielle en équilibre par réduction de la phase « PLUS » (d'où phase neutre au stade floraison l'année suivante). | Aucun effet, maintien de l'équilibre partiel | | Aucun effet, maintien de l'alternance totale | |

des fleurs, cette pollinisation normale des années 1968 et 1969 a maintenu une alternance totale.

Ces conditions du milieu ont joué de telle façon que la série témoin et la série traitée de *Bonne de Bry* ne se sont pas trouvées en totale opposition d'alternance : en effet, toutes deux étaient en réalité en phase « PLUS » en 1968 et en phase « MOINS » en 1969. Mais la série témoin restant proche de l'équilibre alors que la série traitée manifestait l'amplitude maximale, l'opposition relative entre les deux séries était très suffisante pour permettre l'analyse des facteurs variétaux de l'alternance.

## CONCLUSIONS ET DISCUSSION

L'intérêt de ce travail réside dans les éléments qu'il apporte sur l'origine de l'alternance. Des études comparatives avaient été précédemment faites sur Pommier par d'autres auteurs, soit entre arbres alternants et arbres réguliers de variétés alternantes, soit, comme ici, entre variétés. Mais il semble que même dans ce deuxième type de travail, ce sont les différences de comportement général qui ont pu être mises en évidence plus que les véritables facteurs variétaux de l'alternance.

Ainsi MACK (1924) probablement le premier, constatait que les variétés alternantes de Pommier produisaient par rapport aux pousses terminales un taux plus élevé de coursonnes que les variétés régulières. Chez ces dernières, les bourgeons floraux se trouvaient surtout sur les coursonnes et non sur tous les types de pousses.

SINGH (1948) sur la même espèce, remarquait que les variétés régulières étaient caractérisées par un nombre très élevé de lambourdes susceptibles de fleurir deux années de suite tandis que les autres productions courtes alternaient (dard une année, lambourde l'année suivante) ; les variétés alternantes portaient selon cet auteur un nombre plus ou moins important de coursonnes qui alternaient, les autres restant végétatives (dards) deux ans de suite.

Mais il faut tout de même noter que MACK, précédemment cité, avait signalé l'extrême rareté de floraisons successives sur coursonnes de variétés alternantes, comportement courant chez celles à production régulière grâce à un taux moindre de nouaison. Par ailleurs, MAC CORMICK (1933) avait fait une observation intéressante sur Poirier ; la variété *Anjou* devait sa régularité de production à une importante chute naturelle de fruits. Ces deux faits rejoignaient l'un de ceux que nous avons pu mettre en évidence sur Prunier à savoir que la fertilité du bourgeon floral est un caractère génétique susceptible d'entraîner l'alternance.

Mais le point de départ réside, nous l'avons vu, dans l'aptitude à former les bourgeons floraux lorsque la variété n'est pas limitée dans cette activité par la charge en fruits qu'elle porte. Nous n'avons pas trouvé dans la littérature de mise en évidence d'un tel facteur de l'alternance. Il n'est pas exclu que cette aptitude corresponde à des besoins photopériodiques différents. La longueur du jour est en effet capable de modifier chez les arbres fruitiers le taux de bourgeons floraux formés ; STAHLY et PIRINGER (1962) sur la variété de Pommier *Jonathan*, ont pu montrer que si le taux de bourgeons floraux formés était très réduit en jours de 8 heures, il devenait très élevé en jours de 12 heures et décroissait progressivement lorsque le jour augmentait jusqu'à 24 heures pour atteindre alors le même niveau qu'en jours de 8 heures. GORTER (1965) a obtenu chez certaines variétés de Pommier une réduc-

tion de floraison en jours courts ce qui est confirmé par les travaux de V'JUNOV (1967) qui mettent en évidence l'influence favorable des jours longs sur l'induction florale ; STREITBERG (1968) enfin, a montré que certaines variétés de Pommier formaient en jours longs plus de bourgeons floraux qu'en jours courts et que d'autres étaient insensibles à la photopériode ; par ailleurs, le développement floral était favorisé pour deux variétés, par une haute température nocturne et une forte intensité lumineuse.

Un autre caractère peut contribuer, nous venons de le voir sur Prunier, à amplifier l'alternance : c'est l'aptitude de certaines variétés à accroître la faculté du bourgeon floral à donner du fruit, lorsque le taux de bourgeons floraux lui-même est plus élevé. On peut traduire ce fait d'une autre manière en disant qu'au niveau de la fleur elle-même l'aptitude à fructifier n'est probablement pas affectée et que la variation du taux de fructification provient de celle du nombre de fleurs par bourgeon floral, lui-même lié positivement au taux de bourgeons floraux sur l'arbre. Si cette relation entre le nombre de fleurs par bourgeon et le taux de bourgeons floraux est vraie pour toutes les variétés jusqu'ici étudiées, il semble bien que pour celles qui n'alternent pas, il existe un mécanisme régulateur tel que l'aptitude du bourgeon à fructifier demeure constante. Ce facteur reste à déterminer.

Les deux causes révélées par ce travail et qui viennent d'être énoncées agissent dans le même sens sur le niveau de production : chez la variété alternante, l'aptitude à former un taux élevé de bourgeons floraux d'une part, la capacité du bourgeon à former du fruit croissante avec le nombre de bourgeons floraux formés d'autre part, permettent une récolte excessive ; dans ces conditions l'induction florale est diminuée (voire empêchée) et de surcroît, l'aptitude du bourgeon floral à fructifier réduite ; à l'année « PLUS » de l'alternance succède alors l'année « MOINS » pendant laquelle l'absence des fruits permet à nouveau la formation d'un taux maximum de bourgeons floraux qui présenteront en outre une aptitude maximum à fructifier ; c'est à nouveau l'année « PLUS ». Chez la variété régulière, l'incapacité naturelle à former un taux élevé de bourgeons floraux et une régularité du taux de fructification malgré des fluctuations éventuelles du taux de bourgeons floraux sur l'arbre, conduisent à un abaissement du plafond de production ; il en résulte une réduction considérable de l'inhibition sur la formation des bourgeons floraux du cycle suivant : le « plancher » de production se maintient à un niveau relativement élevé. Ainsi, grâce à ces caractéristiques, *Angelina Burdett*, qui en 1967 avait produit un peu moins de 100 kg par arbre a porté l'année suivante une récolte de même importance ; la régularité est à ce point assurée que les arbres dont les fleurs avaient été totalement supprimées en 1967 ont porté l'année suivante une récolte identique à celle des autres arbres. Au contraire, les caractères propres à *Bonne de Bry* ont amené, sur des arbres de même volume, une variation de récolte allant de zéro à plus de 200 kg.

Il est difficile d'imaginer d'autres facteurs génétiques capables de maintenir la régularité de production ; par contre, il est possible que l'abaissement du plafond de production, cause première de la régularité, puisse être obtenu sur certaines variétés manifestant cependant des réactions d'alternance au niveau du taux de bourgeons floraux formés ; il peut apparaître en effet comme nous l'avons dit, une action compensatrice tendant à faire varier le taux de fructification en *raison inverse* du taux de bourgeons floraux formés.

D'autre part, on ne saurait affirmer que les deux caractères signalés soient toujours présents chez les variétés alternantes. On peut très bien imaginer que chez certaines d'entre elles l'aptitude excessive à produire qui entraîne l'alternance soit, par exemple, due à la seule possibilité de former un nombre exagéré de bourgeons floraux. Il semble moins probable, par contre, compte tenu d'observations diverses, que l'alternance puisse provenir seulement d'une aptitude très élevée du bourgeon floral à fructifier tandis que le taux de ces bourgeons resterait limité.

Cette étude a montré que l'intensité d'alternance provenait de facteurs d'ordre génétique commandant le niveau maximum de production mais on peut concevoir, comme nous l'avons vu, un autre système de causes génétiques expliquant les différences de comportement entre variétés. En particulier, la sensibilité à la charge en fruits au moment de la formation des bourgeons floraux est peut être un caractère variétal. Dans ce cas, ce ne serait plus seulement le « plafond de production » qui serait en cause, c'est-à-dire la phase « PLUS » de l'alternance mais bien le « plancher » c'est-à-dire la phase « MOINS » ; dans cette hypothèse, certaines variétés devraient leur régularité à la possibilité de maintenir un niveau minimum suffisamment haut, même après une récolte excessive. Mais chez les variétés ici étudiées, ceci n'a pas été observé. Le cas est cependant signalé sur certains pommiers non pas au niveau variétal mais à l'échelon individuel (LUCKWILL, 1966 ; CHAN et CAIN, 1967).

Enfin, au cours de cette étude un fait important a été mis en évidence : le taux de bourgeons floraux n'est affecté par la présence de fruits qu'à partir d'une certaine charge. La valeur du seuil de production au-dessus duquel ce taux commence à diminuer est proportionnelle à la vigueur des arbres ; ainsi des arbres adultes portant des récoltes assez élevées (jusqu'à 100 kg pour un tour de tronc de 770 mm) peuvent encore former des bourgeons floraux selon des taux maximaux. Ce fait, qui mérite d'être approfondi dans le cadre des recherches sur les mécanismes de l'alternance, ne semble pas avoir été signalé antérieurement.

Il explique que la précédente étude (COURANJOU, 1966) ait laissé certains points indéterminés : on sait maintenant que la variété *Angelina Burdett*, à production régulière, a des réactions normales de cycle annuel quand on la pousse à alterner ; mais, nous l'avons vu, celles-ci sont faibles.

*Reçu pour publication en mars 1970.*

## SUMMARY


### INVESTIGATIONS ON GENETICAL CAUSES AND MECHANISMS OF BIENNIAL BEARING IN *DOMESTICA* PLUMS

#### I. — EVIDENCE ON TWO CHARACTERS OF PRODUCTIVITY AS FACTORS OF BIENNIAL BEARING HABIT. INCIDENCE OF AN ENVIRONMENTAL FACTOR ON THE EXPRESSION AND MODIFICATION OF BIENNIAL BEARING HABIT.

Two varieties of *Prunus domestica* L., one strongly biennial and the other regular have been compared under identical conditions. After an « off » year, all trees of the both varieties have flowered profusely ; in this season, for each variety, all flower buds have been removed from one set of trees and allowed to remain as such on the other set of trees, in order to place the former set of trees in opposition to the other, during the entire time of observations (three years).

Results show that biennial bearing habit in the former variety comes from an excessive fruit set ability whereas the production of regular variety is not abble to surpass a certain level ; it is an established fact that when a crop is excessive, flower buds rate for the next year is very much reduced with the result the crop next season is very poor ; this much reduced crop permits once again a very high flower bud formation, and so on. This varietal level of productivity comes from two characters :

- Firstly, flower bud set ability is markedly not similar for the two varieties. This factor of biennial bearing is verified in other varieties from results of prior observations.
- Secondly, a positive correlation exists in the biennial variety between fruit set rate of flower buds and flower bud rate of tree. This second character further aggravates biennial bearing intensity, on the one hand by productivity increase (therefore flower bud set is more reduced the next year); and on the other hand by fruit set reduction of flower buds when the tree bears a poor blossom (« off » year). On the contrary, in regular variety, fruit set rate of flower bud remains constant while flower bud rate is artificially modified.

Beside, this study shows the existence of a threshold of production ; rate of flower buds in formation remains at maximum level as long as the production does not come up this threshold of which the value is proportional to the vigor of the tree.

The temperature during blossom determines the intensity of the pollination. The effects of this climatic factor on the modification of biennial bearing habit have been studied.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


ALDRICH W. W., FLECHTER L. A., 1932. Relation of foliage system and fruit thinning to biennial bearing in apples. *Proc. amer. Soc. hort. Sci*, **29**, 56-61.

ALDRICH W. W., WORK R. A., 1934. Effect of leaf fruit ratio and available soil moisture in heavy clay upon amount of bloom of pear trees. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **31**, 57-74.

AUCHTER E. C., 1919. Some influence of thinning, pollination and fruit spur growth on the early performance record of fruit spurs and on the size of fruit produced. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **16**, 118-31.

BAILEY J. S., 1928. The effect of apple blossom removal on flower bud formation. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **23**, 368-82.

BOBB A. C., BLAKE M. A., 1938. Annual bearing in the *Wealthy* apple was induced by blossom thinning. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **36**, 321-327.

BOWMAN F. T., 1941. The influence of early times of fruit removal on the growth and the composition of alternate bearing *Sugar prune* trees with special reference to blossom bud formation. *J. Pomol.*, **19**, 34-77.

BROWN G. G., 1942. How long does the influence of thinning *Yellow Newtown* apple trees last? *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **40**, 99-102.

CHAN B. G., CAIN J. C., 1967. The effect of seed formation on subsequent flowering in apple. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **91**, 63-68.

COURANJOU J., 1966. Divers types d'alternance observés chez *Prunus domestica*. *Ann. Amélior. Plantes*, **16**, 233-58.

DULLUM N., 1937. (Apple thinning). *Rep. Tidsskr. Planteavl*, **42**, 315-335 (in SINGH L. B., 1948).

FISHER D. V., 1951. Time of blossom bud induction in apricots. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **58**, 19-22.

FISHER D. V., BRITTON J. E., 1940. Thinning as a mean of correcting biennial bearing in apple. *Sci. agric.*, **21**, 105-114.

FULFORD R. N., 1965. Regular and irregular bearing in fruit plants. *East Malling Res. Stn. Annu. Rep.*, 1964, **48**, 71-82.

GORTER C. J., 1965. Photoperiodism of flowering in *Lombartscalville* apple. *Hort. Res.*, **5**, 32-35.

GOURLEY J. H., 1915. Studies in fruit bud formation. *Tech. Bull. N. H. agric. exp. Stn.*, **9**.

HARLEY C. P., *et al.* 1942. Investigations on the cause and control of biennial bearing of apple trees. *U. S. Depart. Agric. Tech. Bull.*, **792**, 1-58.

HOBLYN T. N. *et al.* 1936. Studies in biennial bearing I. *J. Pomol.*, **14**, 39-76.

HOGSON R. W., EGGERS E. R., 1941. Alternate bearing tendency in *Valencia* Orange. *Calif. Citrogr.*, **27**, (4).

LUCKWILL L. C., 1966. Summary of research 1965. *Ann. Rep. Long Ashton Res. Stn. for* 1965. **23**.

MAC CORMICK A. C., 1933. Control of biennial bearing in apples. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **30**, 326-29.

MACK W. B., 1924. Habits of growth and bearing of apple varieties as related to biennial bearing. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **21**, 296-300.

READ F. M., 1931. Biennial bearing in apples. *J. Dep. Agric. Vict.*, **29**, 321-326.

ROBERTS R. H., 1920. Off year apple bearing and apple spur growth. *Wis. agric. exp. Stn. Bull.*, **317**.

SINGH L. B., 1948. Studies in biennial bearing. III. Growth studies in « on » and « off » year trees. *J. hort. Sci.*, **24**, 123-148.

STAHLY E. A., PIRINGER A. A., 1962. Effects of photoperiod, light quality and two plant regulators on growth and flowering of *Jonathan* apple trees. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **81**, 12-17.

STREITBERG H., 1968. Genetisch bedingtes Verhalten einiger Obstgehölze im Trieblängenwaschstum und in der Blütenbildung und die Beeinflussung durch bestimmte Umwentfaktoren. *Neue dtsche Obstb.*, **14**, 45-7.

TUKEY H. B., EINSETT D., 1939. Effect of fruit thinning on size, colour and yield of peaches and on growth and blossoming of the trees. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **36**, 314-19.

V'JUNOV S. F., 1967. (Effet de la longueur du jour sur la croissance et la formation des fleurs de Pommier) (en russe). *Trudy volgograd sell'-hoz-Inst.*, **24**., 127-137.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (3), 319-335.

# ÉTUDE DES EFFETS DE DEUX RALENTISSEURS DE CROISSANCE, B 9 ET CCC, SUR LA CROISSANCE ET LA FRUCTIFICATION DE POIRIERS *WILLIAMS*

C. BRIAN

avec la collaboration technique de J.-C. MICHELESI

*Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,*
*Centre de Recherches d'Angers*
*Institut national de la Recherche agronomique*

## RÉSUMÉ

Des applications précoces (près de la floraison) ou tardives (juste avant la récolte) de B 9 (acide N-diméthyl-amino-succinamique) et de CCC (chlorure de 2-chloroéthyl-triméthyl-ammonium ont profondément modifié le comportement des arbres. Les applications précoces interviennent sur l'équilibre croissance des pousses-production de fruits, diminuant l'élongation des rameaux, augmentant la récolte et modifiant l'induction florale. Les applications tardives ont un effet retardateur très marqué sur la maturité des fruits et diminuent la floraison de l'année suivante. A partir des résultats observés, une hypothèse sur le mode d'action de ces produits est formulée.

## INTRODUCTION

Un certain nombre de substances ralentissant la croissance des végétaux ont été découvertes ces dix dernières années. Sur les arbres fruitiers, deux d'entre elles, le B 9 (acide N-diméthyl-amino-succinamique) et le CCC (chlorure de 2-chloroéthyl-triméthyl-ammonium), semblent avoir des effets particulièrement remarquables : diminution de la croissance des pousses, modification du taux d'induction florale, action sur la maturité des fruits, etc. Ces effets ont paru suffisamment intéressants pour qu'une expérimentation soit entreprise en 1966 à la Station d'Arboriculture fruitière d'Angers, dans le but de définir les limites d'éventuelles applications pratiques. La plupart des résultats cités par la bibliographie ayant été obtenus sur Pommier par les auteurs anglo-saxons, il a paru souhaitable de les vérifier sur Poirier. Deux essais ont alors été mis en place pour étudier l'influence d'un traitement aux ralentisseurs de croissance, le premier sur l'équilibre croissance des pousses-production et sur l'induction florale, le second sur la maturité des fruits.

## I. — GÉNÉRALITÉS

Les deux essais ont été effectués en 1966 sur des poiriers de la variété *Williams*, greffés sur cognassier et âgés de 12 ans. Les produits retenus ont été employés aux concentrations citées le plus souvent dans la bibliographie lors de la mise en place de l'expérimentation : respectivement 0,2 p. 100 et 0,4 p. 100 pour le B 9, 0,5 p. 100 et 1,0 p. 100 pour le CCC (en matière active par litre de solution). Ces concentrations, dont l'efficacité n'est pas forcément équivalente, n'ont pas permis de comparer rigoureusement les deux substances ; elles ont simplement donné une idée de l'étalement des dosages qu'il faudrait expérimenter au cours d'essais ultérieurs. Un mouillant (Tween 20) a été ajouté aux solutions.

Les pulvérisations ont été effectuées arbre par arbre avec un appareil à dos, chacun recevant un litre de liquide, ce qui correspondait à la limite du ruissellement.

Les arbres ne se trouvaient pas dans des conditions de végétation excellentes, essentiellement parce qu'ils n'avaient pas pleinement retrouvé leur équilibre après une modification du mode de conduite en 1964 (passage d'une taille classique assez courte à une taille longue). Une certaine alternance en était résultée, et l'on se trouvait en 1966 en année de faible production. Ces caractéristiques expliquent en grande partie les faibles rendements enregistrés malgré d'excellentes conditions de pollinisation.

## II. — PREMIER ESSAI
## DÉPLACEMENT DE L'ÉQUILIBRE CROISSANCE DES POUSSES-PRODUCTION

### A. — *Matériel et Méthodes*

Au cours des premières phases de son développement, le jeune fruit subit une compétition sévère de la part des pousses qui commencent leur croissance ; cette compétition s'exerce surtout à son détriment et a pour résultat d'une part la chute d'un nombre important de fruits après la nouaison (chute de juin), d'autre part un grossissement ralenti pour ceux qui restent sur l'arbre. En ralentissant l'élongation des pousses, on pouvait ainsi espérer diminuer la concurrence subie par les jeunes fruits et augmenter le rendement

Une intervention précoce ayant donc le plus de chances d'être efficace, deux dates de traitement ont été retenues : soit la pleine floraison (stade $F_2$) (1), désignée par F, soit trois semaines après la pleine floraison, désignée par F + 3 dans la suite de cet exposé.

Chronologiquement, on a effectué les observations suivantes :

— l'année du traitement (1966) :
- \+ symptômes de phytotoxicité sur le feuillage
- \+ nombre de fruits par bourse, poids et calibrage de la récolte de chaque arbre
- \+ mesure de la longueur de toutes les pousses avant taille.
- \+ pesée des bois de taille.

— l'année suivant le traitement (1967) :
- \+ nombre de corymbes par arbre
- \+ poids et calibrage de la récolte de chaque arbre.

(1) Stade $F_2$ de FLECKINGER : une fleur entièrement ouverte sur 0 p. 100 des inflorescences.

L'essai comportait quatre répétitions d'un arbre pour chacun des traitements auxquels s'ajoutaient les témoins non traités.

## B. — *Résultats*

### 1. *Symptômes de phytotoxicité.*

Avec le CCC, quelques jours après le traitement, un certain nombre de feuilles ont présenté un jaunissement marginal d'importance variable, mais toujours plus grande avec la concentration la plus élevée. Dans un petit nombre de cas, ces jaunissements ont été suivis de dessèchements, puis de chutes. En général, cependant, le phénomène s'est atténué en cours de végétation jusqu'à disparaître à peu près complètement. Les chutes de feuilles n'ont jamais été suffisamment abondantes pour compromettre un développement normal des arbres.

Avec le B 9, aucun symptôme de phytotoxicité n'a pu être mis en évidence.

### 2. *Action sur la croissance.*

Aussitôt après l'application des traitements, la croissance des pousses s'est ralentie, puis s'est arrêtée. Elle a repris environ cinq semaines plus tard, un peu après avec les applications F + 3.

En fin de végétation, la mesure de la longueur des pousses a permis d'apprécier la réduction de croissance induite par les produits utilisés.

Les mensurations ont été réparties en trois classes :

productions courtes, de 0 à 10 cm
productions moyennes, de 10 à 40 cm
production longues de plus de 40 cm

Puis la signification statistique des différences observées entre les distributions caractéristiques de chaque traitement a été établie à l'aide du critère $2\hat{I}$ (ARBONNIER, 1967) choisi de préférence au $\chi^2$ pour sa souplesse d'utilisation et sa rapidité d'exécution. Pour plus de clarté, les résultats seront cependant présentés sous forme de pourcentages.

— *Influence globale du traitement aux ralentisseurs de croissance.*

Malgré la reprise de l'élongation des pousses déjà signalée, la croissance a été significativement diminuée, comme le montre la plus grande proportion de productions courtes par rapport aux témoins (tabl. 1). La pesée des bois de taille, bien que devant être considérée avec prudence, confirme ce résultat : si l'on prend comme base 100 le poids de bois enlevé sur les témoins, le chiffre fourni par les arbres traités est seulement 89, soit une différence de 11 p. 100.

— *Influence de la date d'application.*

Les résultats fournis par les deux dates d'application diffèrent significativement de ceux des témoins, mais également entre eux. Le traitement le plus tardif, F + 3, a beaucoup plus fortement diminué la croissance des pousses (tabl. 1). Là encore, la pesée des bois de taille reflète le phénomène : la quantité de bois enlevé est de 10 p. 100 inférieure à celle des témoins avec le traitement F, et de 12 p. 100 avec le traitement F + 3.

TABLEAU I

*Répartition des longueurs de pousses — Influence de la date de traitement*

| Traitement | Classes de longueur en pourcentage | | | Total |
|---|---|---|---|---|
| | 0 à 10 cm | 10 à 40 cm | + de 40 cm | |
| F | 12,7 | 56,7 | 30,6 | 100 |
| F + 3 | 17,8 | 55,3 | 26,9 | 100 |
| Total des traités | 15,2 | 56,0 | 28,8 | 100 |
| Témoin | 10,5 | 50,4 | 39,1 | 100 |

Plus petite valeur $2\hat{I}$ significative : 61,24 pour la comparaison F, F + 3.
(Valeur limite au seuil de probabilité 0,05 : 5,99).

TABLEAU 2

*Action des différents traitements sur la croissance*
(longueur des pousses et bois de taille)

| Traitements | | Classes de longueur | | | | Réduction du poids des bois de taille (en % du témoin) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 0 à 10 | 10 à 40 cm | + de 40 cm | Total | |
| F | B 9 | 12,0 | 58,8 | 29,2 | 100 | 15 |
| | CCC | 13,3 | 54,8 | 31,9 | 100 | 5 |
| F + 3 | B 9 | 15,1 | 55,1 | 29,8 | 100 | 8 |
| | CCC 0,5 % | 18,0 | 55,5 | 26,5 | 100 | 15 |
| | CCC 1 % | 24,4 | 55,8 | 19,8 | 100 | 18 |
| Témoin | | 10,5 | 50,4 | 39,1 | 100 | 0 |

Plus petite valeur $2\hat{I}$ significative : 8,89 pour la comparaison B 9 F, CCC F.
(Valeur limite au seuil de probabilité 0,05 = 5,99).

— *Influence du produit et de la dose.*

Comme il fallait s'y attendre, l'efficacité du traitement sur le ralentissement de la croissance est d'autant plus grande que la concentration est plus élevée. Cependant les deux produits ne donnent pas des résultats comparables pour une raison déjà indiquée : le manque d'équivalence des doses.

Les applications de B 9 à 0,2 p. 100 et 0,4 p. 100 ne diffèrent pas significativement, que la pulvérisation ait été effectuée à la floraison ou trois semaines plus tard. Par contre, si la différence entre CCC 0,5 p. 100 et CCC 1 p. 100 est faible pour une application à la pleine floraison, elle est très forte pour l'application trois semaines après.

On a donc été amené à présenter l'ensemble des résultats en regroupant les deux doses utilisées (0,2 p. 100 et 0,4 p. 100) avec le B 9 pour les deux dates d'application, et à faire de même pour le CCC appliqué à la pleine floraison. La pesée des bois de taille confirme dans l'ensemble les résultats des mensurations des pousses : plus est élevée la proportion de pousses longues, et plus est faible la réduction du bois de taille, ce qui traduit une moindre efficacité du traitement (tabl. 2).

Si l'on prend comme base 100 le nombre de pousses de chaque classe chez le témoin, l'action des différentes modalités d'application des ralentisseurs est encore mieux mise en évidence, comme le montre le tableau 3.

3. *Action sur la fructification.*

On a constaté une augmentation significative, à la fois du poids de récolte et du nombre de fruits. La date d'application a une influence prépondérante, la plus tardive fournissant la récolte la plus élevée (tabl. 4).

Par contre, il n'apparaît pas de différence significative entre produits ou concentrations (tabl. 5). Il faut cependant noter que les résultats enregistrés sur la croissance et sur la récolte sont tout à fait concordants ; en particulier, le traitement CCC 1 p. 100 trois semaines après la pleine floraison est à la fois celui qui réduit le plus la croissance (tabl. 2 et 3) et celui qui augmente le plus la récolte (tabl. 6).

B 9 et CCC diffèrent quant à leur action sur le nombre de fruits par bourse. Appliqué à la pleine floraison, le B 9 a augmenté le nombre de fruits par bourse, alors qu'il l'a diminué à la suite de l'application trois semaines après floraison, les deux résultats étant statistiquement significatifs. Au contraire, le CCC diffère peu du témoin après une pulvérisation à la floraison, mais il augmente significativement le nombre de fruits par bourse avec le traitement le plus tardif (tabl. 7).

Le calibre des fruits est nettement influencé par le traitement aux ralentisseurs de croissance. S'il est encore difficile de comparer les deux produits utilisés, on note pour chacun d'eux une forte influence de la date d'application et, dans une moindre mesure, de la concentration.

Avec le B 9, les deux concentrations ne diffèrent pas significativement. Par rapport au témoin, il y a augmentation significative du calibre, plus importante lorsque la pulvérisation a été effectuée trois semaines après la pleine floraison (tabl. 8).

Avec le CCC, on doit faire la distinction entre les effets de chacune des deux doses. Le traitement à 0,5 p. 100 à la pleine floraison augmente significativement le calibre des fruits, alors que la concentration de 1 p. 100 le diminue non moins significativement. Par contre, on ne peut mettre en évidence, quand il s'agit de l'applica-

TABLEAU 3

*Répartition des différentes classes de rameaux*
(Répartition du témoin = 100)

| Traitement | | Classes de longueur | | |
|---|---|---|---|---|
| | | 0 à 10 | 10 à 40 | + de 40 |
| F | B 9 | 114 | 117 | 75 |
| | CCC | 127 | 109 | 82 |
| F + 3 | B 9 | 144 | 109 | 76 |
| | CCC 0,5 % | 171 | 110 | 68 |
| | CCC 1 % | 232 | 111 | 51 |
| Témoin | | 100 | 100 | 100 |

TABLEAU 4

*Récolte : Comparaison des deux dates d'application*

| Traitement | Poids de récolte | | Nombre de fruits par arbre | |
|---|---|---|---|---|
| | Moyenne | % Témoin | Moyenne | % Témoin |
| F | 12,55 | 130 | 75 | 125 |
| F + 3 | 14,89 | 154 | 84 | 140 |
| Témoin | 9,64 | 100 | 60 | 100 |

Analyse de variance à un facteur contrôlé sur le poids de récolte et sur le nombre de fruits par arbre : plus petit F significatif : F = 6,01 avec 2 et 37 degrés de liberté (seuil 0,05 : F = 3,25).

TABLEAU 5

*Récolte : Comparaison des produits*

| Traitement | Poids de récolte | | Nombre de fruits par arbre | |
|---|---|---|---|---|
| | Moyenne | % Témoin | Moyenne | % Témoin |
| B 9 | 13,73 | 142 | 77 | 128 |
| CCC | 13,70 | 142 | 82 | 137 |
| Témoin | 9,64 | 100 | 60 | 100 |

TABLEAU 6

*Influence des ralentisseurs de croissance sur la récolte*

(Témoin = 100)

| Traitement concentration (%) | | Poids sec | Nombre de fruits |
|---|---|---|---|
| F | B 9 0,2 | 130 | 120 |
| | B 9 0,4 | 125 | 118 |
| | CCC 0,5 | 146 | 139 |
| | CCC 1 | 119 | 126 |
| F + 3 | B 9 0,2 | 157 | 138 |
| | B 9 0,4 | 158 | 140 |
| | CCC 0,5 | 140 | 134 |
| | CCC 1 | 163 | 149 |
| Témoin | | 100 | 100 |

TABLEAU 7

*Répartition du nombre de fruits par bourse*

(Témoin = 100)

| Traitement | | Répartition des bourses en % | | |
|---|---|---|---|---|
| | | 1 fruit par bourse | 2 fruits par bourse | plus de 2 fruits |
| F | B 9 | 90 | 109 | 142 |
| | CCC | 93 | 113 | 100 |
| F + 3 | B 9 | 116 | 78 | 57 |
| | CCC | 96 | 100 | 143 |
| Témoin | | 100 | 100 | 100 |

Plus petite valeur significative : $2\hat{I} = 8{,}376$ pour la comparaison CCC F — Témoin (valeur limite pour une probabilité de 0,05 = 5,991).

tion trois semaines après la pleine floraison, une différence entre les deux concentrations employées : toutes deux augmentent significativement le calibre du fruit par rapport au témoin (tabl. 8). Il faut souligner que l'augmentation moyenne du calibre des fruits sur les arbres traités s'accompagne d'une élévation du nombre moyen de fruits par arbre.

TABLEAU 8

*Effet des produits sur le calibre des fruits*
(p. 100 de fruits de chaque calibre)

| Traitement | | Calibre des fruits | | | Total |
|---|---|---|---|---|---|
| | | 50-60 | 60-70 | 70-80 | |
| F | B 9 | 20 | 61 | 19 | 100 |
| F + 3 | B 9 | 15 | 56 | 29 | 100 |
| F | CCC 0,5 % | 16 | 66 | 18 | 100 |
| | CCC 1 % | 31 | 56 | 13 | 100 |
| F + 3 | CCC | 22 | 57 | 21 | 100 |
| Témoin | | 25 | 59 | 16 | 100 |

Comparaison globale des traitements : 2 I = 76,22.
Valeur limite au seuil 0,05 pour 10 degrés de liberté : 18,307.

4. *Action sur la floraison de l'année suivante.*

L'observation de la floraison l'année qui a suivi le traitement a révélé des particularités intéressantes. Alors que les traitements à la pleine floraison ont en général diminué le nombre de corymbes par rapport au témoin, les traitements effectués trois semaines plus tard l'ont augmenté (tabl. 9).

La comparaison des résultats fournis par les deux produits employés montre une action positive significative du CCC après pulvérisation trois semaines après la pleine floraison. Au contraire, le B 9 semble exercer une action très faible (F + 3) ou même dépressive (F), comme l'indique le tableau 9.

Les deux concentrations employées pour chaque produit semblent avoir des effets similaires, sauf dans le cas du CCC 1 p. 100 à la floraison, qui a seul provoqué une forte augmentation du nombre de corymbes, comparé aux autres traitements appliqués à ce moment. Il est à noter que le plus fort effet inducteur est enregistré avec le CCC 0,5 p. 100 à F + 3, et le plus fort effet dépressif avec le B 9 0,4 p. 100 à F, suivi de près par le CCC 0,5 p. 100 à F (tabl. 9).

5. *Récolte de l'année suivant le traitement.*

L'année suivant le traitement, les conditions de fructification ont été bien meilleures, le rendement moyen par arbre dans le verger où était situé l'essai étant le double de celui qui avait été enregistré l'année du traitement. Il n'est pas apparu

de différence significative entre les modalités d'application des ralentisseurs de croissance, ni pour le poids de récolte, ni pour le calibre des fruits, ce qui met en évidence l'absence d'arrière-effets dans cette expérience.

TABLEAU 9

*Abondance de la floraison l'année après le traitement*
*Ensemble des résultats*

| Traitement (concentration %) | | Nombre de corymbes | |
|---|---|---|---|
| | | Moyenne | % Témoin |
| F | B 9 0,2 | 332 | 86 |
| | B 9 0,4 | 314 | 81 |
| | CCC 0,5 | 315 | 81 |
| | CCC 1 | 459 | 118 |
| F | B 9 Total | 323 | 83 |
| | CCC Total | 387 | 100 |
| Total F | | 355 | 92 |
| F + 3 | B 9 0,2 | 393 | 101 |
| | B 9 0,4 | 408 | 105 |
| | CCC 0,5 | 489 | 126 |
| | CCC 1 | 483 | 125 |
| F + 3 | B 9 Total | 400 | 103 |
| | CCC Total | 486 | 125 |
| Témoin | | 387 | 100 |
| Total F + 3 | | 443 | 114 |
| Témoin | | 387 | 100 |

## C. — *Conclusion*

On voit qu'il est donc possible, par un traitement aux ralentisseurs de croissance, de diminuer l'élongation des pousses de près de 15 p. 100, d'augmenter la récolte de plus de 40 p. 100 l'année du traitement sans diminuer le calibre des fruits, enfin d'accroître nettement la floraison de l'année suivante. Ces effets sont d'autant plus intéressants, d'un point de vue pratique, qu'ils n'ont en rien compromis la récolte de l'année suivante.

## III. — DEUXIÈME ESSAI : RETARD A LA MATURITÉ

### A. — *Matériel et méthode*

De nombreux auteurs ont signalé qu'un traitement aux ralentisseurs de croissance effectué environ six semaines avant la date de maturité normale d'une variété était capable de la retarder considérablement. La plupart des essais ayant porté sur le Pommier, il a semblé utile de vérifier ces résultats sur Poirier.

Les pulvérisations de B 9 et de CCC aux concentrations citées précédemment ont été effectuées sur deux arbres chacune, le 26 juillet, quatre témoins étant conservés sans traitement. Alors que la date de cueillette normale de *Williams* se situe aux environs du 15 août, les fruits ont été laissés sur les arbres jusqu'au 9 septembre.

Les observations suivantes ont été effectuées :

— en 1966 :
- \+ chutes de fruits pendant toute la période de surmaturation (passage tous les deux ou trois jours du 23-8 au 9-9)
- \+ à la récolte :
  - nombre de fruits
  - proportion de fruits blets
  - fermeté des fruits (mesurée au pénétromètre à raison de quatre mesures par fruit pelé)

— en 1967 :
- \+ abondance de la floraison
- \+ poids et calibrage de la récolte de chaque arbre.

### B. — *Résultats*

1. *Influence sur la chute des fruits.*

Il n'était bien sûr pas question d'observer ce que l'on entend habituellement par « chute avant récolte », les arbres portant ici leurs fruits très au-delà de la date normale de cueillette. Les informations recueillies permettent seulement de mieux comprendre la façon dont les produits employés interviennent sur la maturité des fruits.

Par rapport au témoin, le B 9 a accru la chute des fruits, alors que le CCC l'a diminuée (tabl. 10). Cependant, il faut signaler que la charge des arbres était assez inégale : supérieure de 11 p. 100 pour ceux qui ont reçu du B 9, et inférieure de 20 p. 100 pour ceux pulvérisés avec du CCC. Ces différences, qui ne peuvent en aucun cas être attribuées à l'action des produits (elles existaient avant leur application), ont pu avoir une influence sur les processus de chute.

Les deux produits utilisés n'ont provoqué aucune différence sensible dans la rapidité de la chute des fruits, par comparaison avec le témoin.

2. *Influence sur la maturité des fruits.*

Dans nos conditions d'expérience, la maturité a été appréciée par deux paramètres : le nombre de fruits blets à la cueillette et la fermeté moyenne des fruits mesurée au pénétromètre.

Le tableau 11 montre que les deux produits utilisés ont provoqué l'apparition de différences significatives par rapport au témoin ; il y a à la fois diminution du nombre de fruits blets et augmentation de la fermeté moyenne, ce qui traduit un retard de maturité.

Le nombre de répétitions n'était pas suffisant pour mettre en évidence des

TABLEAU 10

*Chutes de fruits avant récolte* (en p. 100 du témoin)

| Traitement | Chutes de fruits aux différentes dates d'observation | | | | | | | | Total |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 23-8 | 26-8 | 29-8 | 31-8 | 2-9 | 5-9 | 7-9 | 9-9 | |
| B 9 ..... | 78 | 100 | 170 | 180 | 200 | 150 | 122 | 111 | 111 |
| CCC ..... | 82 | 96 | 130 | 115 | 85 | 81 | 68 | 74 | 77 |
| Témoin ..... | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |

TABLEAU 11

*Floraison 1967. Arbres traités aux ralentisseurs en juillet 1966*
(Témoin = 100)

| Traitement | Pourcentage de fruits blets à la récolte | Fermeté moyenne des fruits récoltés (en kg/cm²) |
|---|---|---|
| B 9 | 36,8 | 1,68 |
| CCC | 29,4 | 1,94 |
| Témoin | 67,7 | 0,51 |

TABLEAU 12

*Influence des ralentisseurs sur la maturité des fruits*

| Traitement (conc. %) | Nombre de corymbes |
|---|---|
| B 9 0,2 | 54 |
| B 9 0,4 | 49,5 |
| CCC 0,5 | 54,6 |
| CCC 1,0 | 50 |
| Témoin | 100 |

différences entre les doses utilisées pour chaque produit. On peut cependant souligner que le plus faible pourcentage de fruits blets a été obtenu avec le CCC 0,5 p. 100 (26 p. 100) et la fermeté la plus élevée avec le CCC 1 p. 100 (2,32 kg/cm²).

3. *Influence sur la floraison de l'année suivante.*

Par rapport à celle des témoins, la floraison de l'année 1967 a été fortement diminuée sur les arbres traités : le nombre de corymbes y est en moyenne inférieur de moitié (tabl. 12). S'il n'apparaît pas de différence significative entre produits (tabl. 13), les fortes concentrations exercent un effet dépressif plus marqué que les plus faibles (tabl. 14).

TABLEAU 13

*Floraison 1967. Traitement fin juillet. Comparaison des produits*

| Traitement | Nombre de corymbes en % du témoin |
|---|---|
| B 9 | 52 |
| CCC | 52,5 |
| Témoin | 100 |

TABLEAU 14

*Floraison 1967. Traitement fin juillet. Comparaison des concentrations*

| Traitement | Nombre de corymbes en % du témoin |
|---|---|
| Doses faibles | 54,5 |
| Doses fortes | 49,5 |
| Témoin | 100 |

TABLEAU 15

*Poids de fruits en 1967* (en p. 100 du témoin)

| Traitement | Récolte 1967 (témoin = 100) |
|---|---|
| B 9 | 74 |
| CCC | 71 |
| Témoin | 100 |

4. *Influence sur la récolte de l'année suivante.*

La récolte de l'année suivant le traitement est significativement diminuée. Il n'est pas possible de mettre en évidence des différences importantes entre produits ou entre doses, mais la diminution moyenne est de plus de 25 p. 100 par rapport au témoin (tabl. 15). Ces différences ne pourraient être attribuées aux inégalités de charge constatées l'année précédente qu'en admettant une action très différente pour chaque produit. En effet, les arbres traités au B 9 avaient 11 p. 100 de fruits de plus que le témoin en 1966, alors que ceux traités au CCC en avaient 20 p. 100 de moins. Or, en 1967, la diminution de récolte (par rapport au témoin) est très comparable pour les deux produits.

### C. — *Conclusion*

Une application tardive de ralentisseurs de croissance, après que l'élongation des pousses soit arrêtée, est donc capable de provoquer une modification importante de la maturité des fruits. Mais il en résulte une diminution considérable de la floraison l'année suivante.

## IV. — DISCUSSION GÉNÉRALE DES RÉSULTATS

Appliqués au voisinage de la floraison, les ralentisseurs de croissance modifient considérablement l'équilibre croissance-production. L'augmentation du nombre de fruits constatée avec tous les traitements est directement en rapport avec la diminution de l'élongation des pousses, comme le montre la très haute signification (probabilité d'erreur de type I comprise entre 1 et 0,5 p. 100) de la relation de régression entre nombre de pousses courtes et nombre de fruits (fig. 1) en 1966.

On est donc amené à conclure que B 9 et CCC provoquent une modification de la répartition des potentialités de synthèse de matière vivante caractéristiques de la plante : ce qui n'est pas utilisé pour l'accroissement en longueur des productions végétatives, permet à l'arbre de conserver un nombre de fruits plus important et de mieux les alimenter, d'où un calibre moyen égal ou supérieur.

Certains auteurs (MARCELLE, 1966 ; HALFACRE, 1968) ont signalé que les ralentisseurs de croissance appliqués aux arbres fruitiers augmentaient la surface et la teneur en chlorophylle des feuilles, donc probablement aussi l'activité photosynthétique globale, effet qui doit s'ajouter à la réduction de la croissance des pousses. D'autres ont constaté que la migration vers la partie supérieure des tiges des produits de la photosynthèse était fortement diminuée (SHINDY et WEAVER, 1967). Le résultat de ces processus doit être une meilleure « qualité » des boutons floraux, en entendant par « qualité » d'un bouton son aptitude à porter un fruit et à l'alimenter correctement jusqu'à la récolte.

Un traitement très tardif (fin juillet dans l'essai II) n'a bien sûr aucune action sur l'équilibre croissance-production : l'élongation des pousses est terminée pour la plupart d'entre elles. Il faut cependant souligner que cette remarque ne serait pas valable dans le cas d'une taille courte classique, avec laquelle la croissance peut conti-

nuer pendant une bonne partie de l'été.

L'action sur la floraison de l'année suivante est plus difficile à comprendre. Il faut distinguer le cas des traitements précoces (F et F + 3) des traitements tardifs, leurs répercussions étant rigoureusement opposées.

L'application de B 9 et de CCC près de la floraison a donné des résultats différents suivant que le traitement était appliqué à la pleine floraison (stade $F_2$) ou trois semaines plus tard.

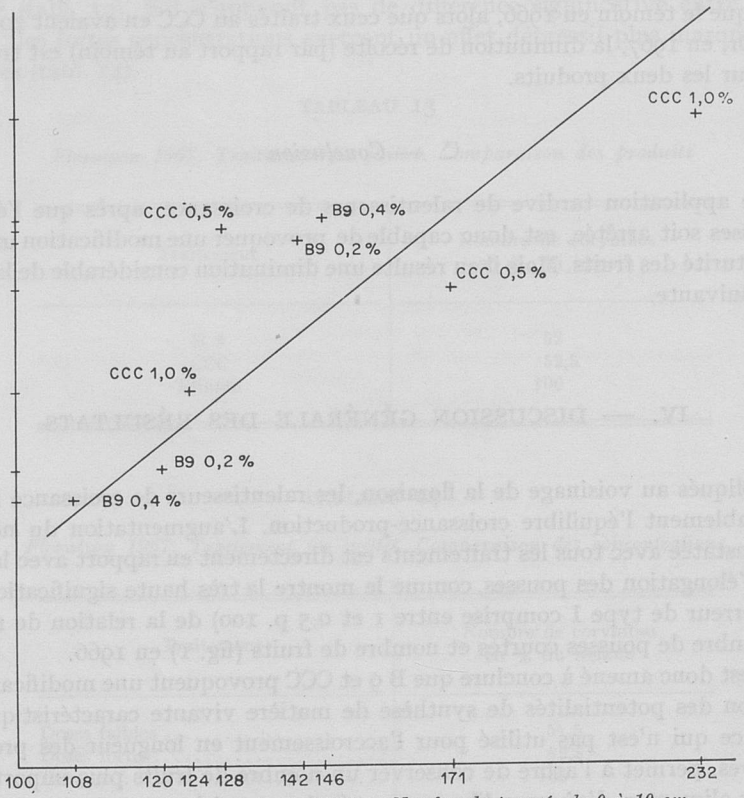



FIG. 1 — *Nombre de fruits 1966 — Nombre de poussés de 0 à 10 cm.*
(Échelles logarithmiques)

Abcisse : Nombre relatif de pousses de 0 à 10 cm (témoin = 100)
Ordonnée : Nombre relatif de fruits (témoin = 100)

Dans le premier cas (tabl. 10), on a constaté une diminution du nombre de corymbes en 1967, qui s'explique assez bien par l'effet inhibiteur exercé par les fruits de la récolte 1966 sur l'induction florale. Les arbres traités à la floraison, ayant un nombre de fruits plus élevé que les témoins, ont subi une inhibition plus forte de la floraison 1967. Cet effet est d'ailleurs net seulement pour le B 9, les deux concentrations employées avec le CCC réagissant de façon opposée.

Dans le second cas (traitement F + 3), on constate que la floraison 1967 est égale (avec le B 9) ou supérieure (avec le CCC) à celle du témoin. Ceci a été précédé en 1966 par un nombre de fruits très supérieur à celui des témoins sur tous les arbres traités. On ne retrouve donc plus dans ce cas l'effet inhibiteur bien connu du fruit.

On est ainsi amené à penser que les ralentisseurs de croissance exercent un effet direct de promotion sur l'induction florale, qui compense l'effet dépressif des fruits, avec une date d'application convenable. Cette action sur l'induction florale est nettement plus grande dans le cas du CCC, puisqu'elle commence déjà à se manifester avec le traitement pleine floraison à la concentration maximale, pour s'accentuer encore avec les deux traitements à F + 3 (tabl. 10).

Toutefois, l'existence d'une relation de proportionnalité significative entre importance des productions courtes (0 à 10 cm) en 1966 et nombre de corymbes en 1967 suggère que, à côté de leur action inductrice directe, le B 9 et le CCC ont également exercé un effet indirect. En effet, les apex portés par les pousses courtes ont beaucoup plus de chances de subir l'induction florale, et l'augmentation de la proportion de ces productions dans la population totale des rameaux des arbres traités a conduit à une augmentation de la probabilité d'obtenir des boutons floraux.

L'explication la plus satisfaisante de la multiplicité des effets observés : réduction de l'allongement des pousses et augmentation de la récolte en 1966, augmentation de la floraison sans effet dépressif sur la récolte en 1967, doit probablement être recherchée au niveau du métabolisme cellulaire le plus fondamental. En bloquant la biosynthèse des gibbérellines endogènes (Ninneman, Zeevaart, Kende et Lang, 1964 ; Harada et Lang, 1965 ; Reid et Carr, 1967), les ralentisseurs employés interviennent à la fois sur les processus de croissance et de floraison d'une façon que l'on peut considérer comme assez directe, et sur la récolte d'une manière plus indirecte.

La forte réduction de la floraison 1967 exercée par le traitement de fin juillet 1966 demeure quant à elle assez peu explicable. Sur des arbres ne portant aucun fruit, les expériences de défeuillaison de J. Huet (1965) semblaient bien montrer que l'induction florale était terminée vers le 15 juillet chez *Williams*, ce qui aurait dû exclure toute possibilité de modification par un traitement ultérieur. Cependant, ces travaux ne concernaient que des productions très courtes (dards ou dards allongés, de 0 à 4 cm). L'induction florale se prolonge plus tard en saison sur les productions longues et, d'autre part, une variation de la date de fin d'induction est possible d'une année à l'autre. Il ne faut donc pas rejeter l'idée d'un effet inhibiteur du traitement sur l'induction florale des apex portés sur ces rameaux, ni même la possibilité d'une action dépressive intense exercée par le maintien prolongé des fruits sur l'arbre.

Reste à expliquer l'action sur la maturité des fruits : en l'état actuel de nos connaissances, ce n'est pas possible. On peut soupçonner une modification des processus de sénescence par modification des équilibres hormonaux dans le fruit, mais aucune indication ne permet d'en faire autre chose qu'une hypothèse de travail.

L'ensemble des résultats rapportés montre la très grande importance de la date d'application. L'action des produits utilisés s'exerce par modification d'équilibres hormonaux qui doivent varier très rapidement en cours de végétation et qui, à une date donnée, ne sont certainement pas comparables suivant le génotype des individus traités, suivant les conditions climatiques, etc. D'autre part, sur un même arbre, la population de bourgeons susceptible de réagir à une pulvérisation de B 9 ou de CCC est très hétérogène. Suivant son état physiologique, chaque bourgeon réagira différemment et les résultats obtenus ne peuvent donc être que statistiques.

## V. — CONCLUSION GÉNÉRALE

L'expérimentation réalisée n'autorise pas l'établissement de règles pour l'emploi pratique du B 9 et du CCC. Elle a permis de montrer l'intérêt indiscutable de ces produits : réduction de la croissance des pousses au profit d'une augmentation du nombre de fruits sans qu'il y ait systématiquement réduction du calibre, influence très nette sur la floraison (promotrice ou inhibitrice), retard à la maturité des fruits. Elle a fourni une indication sur les concentrations à employer : convenables pour le B 9, les doses utilisées sont certainement trop fortes pour le CCC. Enfin, et surtout, elle a souligné l'importance du choix de la date optimum d'application pour obtenir les effets souhaités.

Cependant, il reste à étudier tout particulièrement le comportement des différentes variétés dans des conditions de milieu parfaitement définies et comparables. L'influence de l'âge des sujets traités a certainement aussi une grande importance, des arbres jeunes ne devant pas nécessairement se comporter comme des adultes. L'obtention d'un certain nombre de renseignements d'ordre fondamental (ces produits exercent-ils une action inductrice directe sur la floraison, par exemple) est indispensable et devra être entreprise par des expérimentations particulières avant que l'on puisse parfaitement délimiter les conditions d'emploi des deux substances étudiées et de leurs homologues. Enfin, les applications tardives (avant récolte) ne pourront être employées pratiquement avant que des études approfondies n'aient été menées à bien sur la quantité et la toxicité des résidus présents dans les fruits avant consommation.

*Reçu pour publication en avril 1970.*

## SUMMARY

EFFECTS OF TWO GROWTH RETARDANTS, B 9 AND CCC, ON GROWTH AND FRUITING OF « BARTLETT » PEAR TREES

Twelve years old *Bartlett* pear trees were sprayed with B 9 or CCC. The shoot growth was reduced and the fruit number was increased by early sprays (full bloom or three weeks later) with no reduction of the fruit size.

The second spraying time gave more extensive effects than the first, and CCC had better effectiveness than B 9.

Flower initiation was modified, as seen by the flowering amount the next year. Flower number was significantly decreased by full bloom sprays, except with CCC at highest rate, whereas it was increased by spraying three weeks later.

These results could be explained partly by the effects of the substances on the fruiting-shoot growth balance, partly by direct promotive influence on the flower initiation.

Fruit ripening was significantly delayed by late sprays (three weeks before harvest). Flowering amount was greatly reduced the next year. This last point needs further work for a clear explanation.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARBONNIER P., 1966. L'analyse de l'information. Aperçu théorique et application à la loi multinominale. *Ann. Sci. Forest.*, **22**, 4, 951-1020.

HALFACRE R. G., 1969. The influence of Succinic Acid 2,2-Dimethylhydrazide (Alar) on net $CO_2$ assimilation rate, chlorophyll content, anatomy, and morphology of vegetative growth of the apple, *Malus sylvestris* MILL. *Diss. Abstr.*, **29** B, nº 8, 2701-2702.

HARADA H., LANG A., 1965. Effect of some (2-chloroethyl) Trimethylammonium chloride analogs and other growth retardants on Gibberellin biosynthesis in *Fusarium moniliforme*. *Plant Physiol.*, **40**, nº 1, 176-183.

HUET J., 1965. Les facteurs de l'induction florale. *96e Congrès de la Société Pomologique de France*, Paris, 37-46.

MARCELLE R., 1966. Effects of (2-chloroethyl) Trimethylammonium Chloride and of Maleic Hydrazide on young Apple Trees of the « *Tydeman's Early Worcester* » variety. *Hort. Res.*, **6**, 2, 100-112.

NINNEMANN H., ZEEVAART J. A. D., KENDE H., LANG A., 1964. The plant growth retardant CCC as inhibitor of gibberellin biosynthesis in *Fusarium moniliforme*. *Planta* (BERL.) **61**, 229-235.

REID D. M., CARR D. J., 1967. Effects of a dwarfing compound, CCC, on the production and export of gibberellin-like substances by root systems. *Planta* (BERL.) **73**, 1-11.

SHINDY W., WEAVER R. J., 1967. Plant Regulators alter translocation of photosynthetic products *Nature*, **214**, 5092, 1024-1025.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (3), 337-343.

# MODIFICATION CHEZ LE MAÏS DE L'EXPRESSION DU GÈNE OPAQUE-2 PAR UN GÈNE SUPPRESSEUR DOMINANT

M. POLLACSEK

*Station d'Amélioration des Plantes,*
*Centre de Recherches de Clermont-Ferrand*
*Institut national de la Recherche agronomique*

RÉSUMÉ

L'existence d'un gène suppresseur dominant décelé en croisement par des disjonctions 15/16 de grains normaux – 1/16 de grains opaque-2, a été confirmée.

Ce gène suppresseur que nous dénommerons $Sup^1$-$o^2$ se disjoint indépendamment du gène opaque-2. L'allèle dominant du gène suppresseur donne à des grains homozygotes pour le gène opaque-2 une texture normale. La teneur en lysine de ces grains est également redevenue normale.

## INTRODUCTION

Le gène récessif opaque-2, dans la plupart du matériel où il est placé, double la teneur en lysine de l'albumen et donne à ce dernier une texture farineuse.

L'utilisation en sélection de ce gène dont l'intérêt a été mis en évidence par MERTZ *et al.* (1964) pour améliorer la valeur nutritionnelle du Maïs, se heurte à de sérieuses difficultés.

Les études, au niveau hybride, de formes opaque-2 et normales comparables (*Compte rendu d'Activité de la Station d'Amélioration des Plantes de Clermont-Ferrand*, 1967 ; LAMBERT, ALEXANDER et DUDLEY, 1969) ont montré que le gène opaque-2 exerce un effet défavorable sur le rendement, la rapidité de dessiccation du grain et la résistance de ce dernier aux traitements mécaniques.

A côté de la sélection pour une tolérance à ce gène dans le cadre de la texture farineuse conduisant à des Maïs opaque-2 de valeur culturale similaire à celle des normaux, une direction de recherche consiste à redonner au grain une texture normale en maintenant la richesse en lysine. Dans cette voie empruntée parallèlement, la richesse en lysine pourrait être maintenue en totalité selon PAEZ, HELM et ZUBER

(1969), sur grains $o^2$ demi-vitreux-demi-farineux, et est partiellement maintenue avec des grains $o^2$ presque aussi vitreux que les normaux (POLLACSEK, CAUDERON et CAENEN, 1969).

La difficulté d'obtenir en sélection des Maïs opaque-2 à grain rendu fortement vitreux par un groupe de gènes modificateurs, suppresseurs de la texture farineuse, nous a conduit à nous intéresser à des systèmes génétiques plus simples.

POLLMER (1969) ayant trouvé en croisement une disjonction inhabituelle 15/16 de grains normaux – 1/16 de grains opaque-2, nous avons cherché à confirmer l'existence d'un gène suppresseur dominant que nous suggérait ce rapport et à déterminer à la suite de nos précédents travaux si les 3/16 de grains homozygotes pour le gène opaque-2 à texture rendue normale par l'allèle dominant du gène suppresseur avaient une teneur en lysine élevée.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude a porté sur 39 plantes issues des 15/16 de grains normaux de la disjonction $F_2$ obtenue à partir d'une lignée tirée d'une population de Bade croisée avec une souche opaque-2.

Dans le texte, les allèles dominants et récessifs du gène opaque-2 et du gène suppresseur dominant dont on fait l'hypothèse ($Sup^1$-$o^2$) seront désignés respectivement par O-*o* et S-*s*.

Le tableau 1 donne la répartition théorique des génotypes des plantes $F_2$ étudiées, de leur devenir par autofécondation, en croisement avec la lignée W 401 $o^2$ (= *ssoo*) ♀ et avec la lignée normale F 74 (= *ss*OO) ♀ dont l'utilité sera exposée plus loin. L'allèle *o* provient de la souche $o^2$ de Purdue.

TABLEAU 1

| Génotype des plantes $F_2$ issues de grains normaux | Fréquence en 1/15 | Structure de la $F_3$ issue de l'autofécondation de la $F_2$ | [W 401 (= *ssoo*) × plantes $F_2$] $F_1$ | [F 74 (= *ss*OO) × plantes $F_2$] | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | | $F_1$ | $F_1 \rightarrow F_2$ |
| SSOO | 1 | N (*a*) | N | N | N |
| SS*Oo* | 2 | N (*a*) | N | N | 1/2 N — 1/2 15 : 1 |
| SS*oo* | 1 | N (*a*) | N | N | 15 N : $1o^2$ |
| *Ss*OO | 2 | N (*a*) | N | N | N |
| *Ss*O*o* | 4 | 15 N : $1o^2$ | 3 N : $1o^2$ | N | 1/4 3 : 1 — 1/4 15 : 1<br>1/2 N |
| *Ss*o*o* | 2 | 3 N (*b*) : $1o^2$ | 1 N : $1o^2$ | N | 1/2 15 : 1 — 1/2 3 : 1 |
| *ss*OO | 1 | N | N | N | N |
| *ss*O*o* | 2 | 3 N (*b*) : $1o^2$ | 1 N : $1o^2$ | N | 1/2 3 : 1 — 1/2 N |

(*a*) et (*b*) désignent respectivement les grains normaux d'épis fixés ou en disjonction soumis à l'analyse.

Comme le montre le tableau 1, la présence de disjonctions 3N : $1o^2$ trouvées en croisement avec la lignée W 401 $o^2$ doit permettre d'éliminer l'hypothèse d'un facteur gamétique qui ne se manifesterait que sur les stigmates maternels en autofécondation.

L'étude du maintien de la richesse en lysine peut porter sur des grains à texture normale SS*oo* et S*soo* dans l'hypothèse où l'allèle S, dominant pour la suppression de la texture farineuse, est aussi dominant pour le maintien de la teneur en lysine.

Par plante $F_2$ dont l'épi a présenté une disjonction 3N : $1o^2$ en autofécondation, les grains

TABLEAU 2

| Phénotypes $F_3$ issus des plantes $F_2$ autofécondées | [W 401 $o^2$ × plantes $F_2$] $F_1$ | Fréquences théor. | Fréquences observ. | Structure phénotypique de la $F_2$ issue de l'autofécondation de la $F_1$ [F 74 × plantes $F_2$] | Fréquences théor. | Fréquences observ. | g. de lysine/16 g. N des grains des plantes $F_2$ correspondantes : normaux | g. de lysine/16 g. N des grains des plantes $F_2$ correspondantes : opaques |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| N (*a*) | N | $\frac{7}{15} = 18{,}2$ | 17 | N | $\frac{4}{7} = 8$ | 11 | 2,70 (2,45 — 3,05) | |
| | | | | 1/2N et 1/2 15N : 1$o^2$ | $\frac{2}{7} = 4$ | 2 | 2,68 (2,65 — 2,70) | |
| | | | | 15N : 1$o^2$ (plantes $F_2$ : SS*oo*) | $\frac{1}{7} = 2$ | 1 | 2,95 | |
| | | | | | 14 | 14 | | |
| 15N : 1$o^2$ | 3N : 1$o^2$ | $\frac{4}{15} = 10{,}4$ | 14 | | | | | |
| | | | | N et 3N : 1$o^2$ | $\frac{1}{2} = 3{,}5$ | 4 | 2,60 (2,50 — 2,70) | 4,45 (4,35 — 4,55) |
| 3N : 1$o^2$ | 1N : 1$o^2$ | $\frac{4}{15} = 10{,}4$ | 8 | 3N : 1$o^2$ et 15N : 1$o^2$ (plantes $F_2$ : S*oo*) | $\frac{1}{2} = 3{,}5$ | 3 | 2,80 (2,65 — 3,00) | |
| | | 39 | 39 | | 7 | 7 | | |

normaux (*b*) ont été analysés également. Dans la moitié des cas, ils correspondaient à une plante de génotype S*soo* et avaient pour génotype 1/3 SS*oo* et 2/3 S*soo*.

Dans l'hypothèse où le maintien de la teneur en lysine ne serait possible qu'avec le suppresseur à l'état homozygote, seuls les grains SS*oo* conviennent pour l'analyse.

Par plante $F_2$ dont l'épi est resté homogène en autofécondation, les grains normaux (*a*) ont été analysés. Statistiquement, dans 1/7 des cas, ces grains et la plante dont ils sont issus ont pour génotype SS*oo* et peuvent avoir une teneur en lysine élevée.

Pour déterminer *a posteriori* de manière précise quelle était la plante $F_2$ *SSoo*, l'ensemble des plantes avait été croisé avec la lignée F 74 (= *ss*OO) pour autoféconder en serre durant l'hiver 1969-1970 les plantes $F_1$ correspondant aux plantes $F_2$ demeurées fixées en autofécondation. Parmi ces dernières, la plante recherchée était celle qui conduit exclusivement à des disjonctions 15N : $1o^2$.

## RÉSULTATS

Comme le montre le tableau 2, l'hypothèse d'un facteur gamétique est éliminée par la présence des disjonctions 3N : $1o^2$ observées en croisement avec la lignée W 401 $o^2$ prise comme parent femelle.

De même que pour les disjonctions sur épis correspondant au rapport 15N : $1o^2$, les probabilités P ($\chi^2$) au seuil 0,05 pour les ajustements seuls présentés ici de la répartition des autofécondations des plantes $F_2$ (0,60) ou de leur croisement avec F 74 (0,30 et 0,95), confirment l'existence d'un gène suppresseur du gène opaque-2 se disjoignant indépendamment de ce dernier.

L'analyse pour la détermination de la teneur en lysine a porté sur les grains $F_3$ d'épis homogènes normaux ou en disjonction 3N : $1o^2$.

Les résultats de la détermination de la teneur en lysine sont présentés dans le tableau 2. Deux échantillons de grains opaque-2 issus des disjonctions 3N : $1o^2$ en autofécondation de plantes $F_2$ qui se sont révélées *a posteriori* avoir le génotype *ss*O*o*, donnent le niveau de teneur en g de lysine/16 g N conféré par le gène opaque-2.

Les 3 plantes $F_2$ de génotype S*soo* ainsi que l'unique plante $F_2$ SS*oo* ont une teneur en lysine normale, le gène suppresseur à l'état homozygote ou non supprimant tous les effets du gène opaque-2.

En croisement avec W 401 $o^2$, les grains normaux de certaines disjonctions 1N : $1o^2$ qui se sont révélés *a posteriori* du génotype S*soo* et les grains normaux du même génotype issus du croisement avec l'unique plante $F_2$ SS*oo*, présentent des mouchetures faites de plages farineuses au contour diffus. Les mouchetures observées ne peuvent pas être imputées à des pertes chromosomiques qui se traduisent par des colonies cellulaires aux contours précis. Elles peuvent être imputées à une mauvaise expression du suppresseur due à des conditions de maturité du grain particulières ou à l'absence de gènes modificateurs permettant une dominance complète sur l'allèle récessif *s*. Le rétablissement du phénotype normal n'est donc pas parfait.

## DISCUSSION

Il n'y a pas de théorie générale pour expliquer le phénomène de suppression qui est le rétablissement du phénotype normal à partir du phénotype mutant par une mutation à un autre locus. Plusieurs mécanismes étudiés chez les micro-organismes ont été démontrés :

1. *Niveau des voies métaboliques*

Le gène suppresseur permet d'emprunter une voie métabolique différente dans le cas de la restauration d'une croissance normale (prototrophie) à partir d'un mutant auxotrophe chez lequel la mutation bloque la synthèse d'un facteur de croissance (DAVIS et WOODWARD, 1962).

2. *Niveau des réactions enzymatiques*

Il peut y avoir élimination d'un inhibiteur métabolique accumulé à cause de la mutation (STRAUS et PIEROG, 1964). Par ailleurs, l'action enzymatique peut être restaurée par l'élimination d'un inhibiteur normalement présent dans toutes les souches qui inhibe l'enzyme mutante, mais non l'enzyme normale (SUSKIND et KUREK, 1959).

3. *Niveau de la régulation de l'activité des gènes*

Il peut y avoir altération ou élimination d'une substance « répresseur » de sorte que le mutant opérateur n'est plus lié irréversiblement au répresseur et peut alors fonctionner (MUKAI et MARGOLIN, 1963).

4. *Niveau de la traduction*

L'altération de la structure primaire de l'enzyme mutante peut être réalisée par l'intervention d'ARN de transfert spécial synthétisé au niveau du gène suppresseur qui permet de lire un codon non-sens. Elle peut être aussi réalisée par des synthétases particulières qui activeraient un acide aminé à la place de celui prévu par le codon mutant (BRODY et YANOFSKY, 1963). Dans ce dernier cas, il y a, comme dans les précédents, un rétablissement du phénotype normal souvent imparfait.

Dans le dernier cas envisagé, il peut y avoir suppression multiple avec une spécificité portant sur certains allèles d'un locus, différents *loci* pouvant être affectés (HAWTHORNE et MORTIMER, 1963).

Les cas de suppression multiples sont d'ailleurs passibles d'une autre explication impliquant différentes voies métaboliques commandées par un précurseur commun rétabli à son niveau d'activité par le gène suppresseur (DAVIS, 1962).

Le résultat négatif enregistré concernant le maintien de la « teneur élevée en lysine » pose le problème de la possibilité théorique de dissocier les effets du gène opaque-2. Le mode d'action du gène suppresseur favorable devrait consister à permettre, avec la forte proportion de protéines hydrosolubles et NaCl solubles (albumines et globulines) amenée par le gène opaque-2 (MOSSÉ, 1966 ; MOSSÉ *et al.*, 1966), une insolubilisation par dessiccation progressive sans lacunes. Nos résultats, ainsi que ceux de PAEZ *et al.*, déjà cités, qui vont dans ce sens, constituent un élément favorable.

## CONCLUSIONS

Le gène Sup$^1$-$o^2$ restitue au grain génétiquement opaque-2 une texture et une teneur en lysine normales. L'approfondissement de son type d'action pourrait d'abord permettre de déterminer si elle s'exerce sur d'autres mutations à des codons différents, et sur d'autres mutations affectant l'albumen. Des analyses précises des différentes fractions protéiques chez les grains $o^2$ redevenus apparemment normaux sont, par ailleurs, nécessaires.

La multiplicité des mécanismes de suppression laisse entrouverte la possibilité de trouver, parmi d'autres cas de suppression déjà rencontrés ou à rechercher, le gène suppresseur permettant d'obtenir avec la répartition des fractions protéiques amenée par le gène opaque-2, une texture vitreuse.

*Reçu pour publication en avril 1970.*

## REMERCIEMENTS

L'auteur remercie vivement M. POLLMER (Institut für Pflanzenzüchtung, Stuttgart-Hohenheim), qui lui a aimablement fourni le matériel $F_2$ étudié, ainsi que MM. MOSSÉ et BAUDET (Laboratoire des Protéines et Acides aminés, Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles) qui ont contribué à cette étude en réalisant les analyses.

## SUMMARY

### EFFECT OF A DOMINANT SUPPRESSOR GENE ON THE EXPRESSION OF OPAQUE-2 GENE IN MAIZE

The existence of a dominant suppressor gene of the opaque-2 gene is revealed in cross between a normal stock and an opaque-2 stock segregating 15/16 normal kernels — 1/16 opaque-2 kernels. It was confirmed by selfing the $F_2$ plants issued from normal kernels of this segregation and by crossing them with a normal line and an opaque-2 line.

The homozygous for the opaque-2 gene, kernels which include the dominant allele of the suppressor gene are practically normal in texture, in most cases. In some instances, when these kernels are heterozygous for the suppressor gene, they have little floury areas with mottled form.

By the analysis of homozygous for opaque-2 gene whole kernels, with texture returned normal by the dominant suppressor gene, in heterozygous or homozygous condition, it is shown that the lysine content is also returned normal.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BRODY S., YANOFSKY C., 1963. Suppressor gene alteration of protein primary structure. *Proc. nation. Acad. Sci. U. S. A.*, **51**, 883-890.

Compte rendu d'activité de la Station d'Amélioration des Plantes de Clermont-Ferrand pour la période 1964-1967.

DAVIS R. H., 1962. Consequences of a suppressor gene effective with pyrimidine and proline mutants of *Neurospora*. *Genetics*, **47**, 351-360.

DAVIS R. H., WOODWARD V. W., 1962. The relationship between gene suppression and aspartate transcarbamylase activity in pyr-3 mutants of *Neurospora*. *Genetics*, **47**, 1075-1083.

HAWTHORNE D. C., MORTIMER R. K., 1963. Supersuppressors in yeast. *Genetics*, **48**, 617-620.

MERTZ E. T., BATES L. S., NELSON O. E., 1964. Mutant gene that changes protein composition and increases lysine content of maize endosperm. *Science*, **145**, 279.

MITCHELL H. B., MITCHELL H. K., 1952. Observations on the behavior of suppressors in *Neurospora*. *Proc. nation. Acad. Sci. U. S. A.*, **38**, 205-214.

MOSSÉ J., 1966. Alcool soluble protein of cereal grains. *Feder. Proc.* **25**, 1 663-69.

MOSSÉ J., BAUDET J., LANDRY J., MOUREAUX Thérèse, 1966. Étude sur les protéines du maïs II. Comparaison entre les compositions en acides aminés et les proportions mutuelles des fractions protéiques de grains normaux et mutants. *Ann. Physiol. vég.* Paris, **8**, 331-344.

MUKAI F. H., MARGOLIN P., 1963. Analysis of unlinked suppressors of an $o^o$ mutation in *Salmonella*. *Proc. nation. Acad. Sci. U. S. A.*, **50**, 140-148.

PAEZ A. V., HELM J. L., ZUBER M. S., 1969. Lysine content of opaque-2 maize kernels having different phenotypes. *Crop. Sci.*, **2**, 251-252.

POLLACSEK M., CAUDERON A., CAENEN M.,1969. Texture de grain et teneur en lysine de maïs opaque-2. *Acta agron. hung.* (sous presse).

POLLMER W. G., 1969. Communication personnelle.

STRAUSS B. S., PIEROG S., 1954. Gene interactions : the mode of action of the suppressor of acetate requiring mutants of *Neurospora crassa*. *J. gen. Microbiol.*, **10**, 221-225.

SUSKIND S. R., KUREK L. I., 1959. On a mechanism of suppressor gene regulation of tryptophan synthetase activity in *Neurospora crassa*. *Proc. nation. Acad. Sci. U. S. A.*, **45**, 193-196.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (3), 345-361.

# ÉTUDE D'UN CARACTÈRE D'AGRESSIVITÉ CHEZ LES GRAMINÉES ; LA PRÉCOCITÉ DE MONTAISON (1)

J. NGUYEN VAN

*Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86 - Lusignan*
*Institut national de la Recherche agronomique*

## RÉSUMÉ

Pour étudier spécifiquement un caractère d'agressivité à titre d'exemple, nous avons choisi, dans le cadre des cultures fourragères, la précocité de montaison chez *Lolium perenne* et l'alternativité chez *L. multiflorum*. Trois expériences ont été effectuées dans ce but et l'analyse des résultats nous permet de conclure que la précocité de montaison, en entraînant une différence de hauteur des talles à un moment donné, agit effectivement comme un caractère d'agressivité, cause du phénomène de compétition. Les différents niveaux de précocité sont souvent associés à différentes intensités de tallage, grandeur que nous ne sommes donc pas arrivé à contrôler parfaitement par le procédé de culture ou par la vernalisation.

Ces mêmes résultats nous permettent d'apporter quelques réflexions sur l'importance du rôle joué par la précocité de montaison dans la formation des écotypes chez des graminées et sur l'intérêt pratique des mélanges.

## INTRODUCTION

La multiplicité des facteurs qui peuvent être appelés à jouer des rôles directs ou indirects dans la compétition rend le phénomène si compliqué qu'aucun caractère n'est suffisant à lui seul pour expliquer tous les cas particuliers. Il en résulte que la meilleure méthode consisterait à faire porter nos observations et nos discussions parfois sur un facteur de croissance, parfois sur un caractère morpho-physiologique, la densité de peuplement, une méthode de culture etc.

Cependant, dans un effort pour rechercher des explications convergentes pour les divers cas particuliers du phénomène, nous avons démontré que les caractères d'agressivité sont à l'origine du phénomène de compétition (V. J. NGUYEN, 1968). Nous avons d'autre part étudié d'une manière générale la structure, les sensibilités

(1) Cet article constitue un chapitre de la thèse de Doctorat ès Sciences naturelles qui a été présentée à l'Université de Paris le 18 février 1970.

et les modes d'action des caractères d'agressivité (V. J. NGUYEN, 1969). Nous voudrions démontrer dans ce présent article que nous pouvons mettre en lumière le phénomène de compétition par ses causes c'est-à-dire des caractères d'agressivité. Dans ce but, nous avons choisi d'observer un caractère type : la précocité de montaison en raison de son importance dans la vie des graminées fourragères.

Nous allons étudier les relations causales entre la précocité de montaison et la capacité de compétition. Pour cela, dans trois expériences, nous avons confronté trois couples de génotypes, différents l'un de l'autre par la précocité d'épiaison et donc de montaison chez *Lolium perenne* ou par l'alternativité, c'est-à-dire l'aptitude à monter sans vernalisation, chez *L. multiflorum*. Il s'agit donc d'appliquer dans ces cas démonstratifs les notions générales que nous avons formulées dans deux articles précédents, notamment sur la nature de la contrainte créée dans le milieu par les individus et de leur réponse à celle-ci.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Sur le plan de l'expérimentation il se pose un problème délicat puisque l'expression de la précocité de montaison est souvent en corrélation avec le tallage ; en effet, une plante en état de reproduction est inhibée dans sa multiplication végétative. Ainsi l'un des soucis principaux dans la réalisation de ces expériences a consisté à maintenir sous contrôle l'effet dû à cette liaison de caractères.

### *Expérience 1 : effet de la précocité de montaison sur la capacité de compétition*

Dans la première expérience, nous avons cherché à créer une situation particulière, où la précocité de montaison constituait la seule cause effective du phénomène. Nous avons dû préparer le matériel végétal à partir de talles, provenant d'une seule touffe de ray-grass anglais (*Lolium perenne* L.) variété *Primevère*. Nous avons minimisé ainsi l'erreur due à l'influence des facteurs génétiques.

Chaque talle est repiquée dans un pot de 9 cm de diamètre, contenant un mélange d'un tiers de sable fin, de terre minérale et de terreau. L'ensemble est ainsi mis dans un chassis froid de la fin de l'été (moment de la mise en pot) jusqu'à la fin de l'hiver. L'eau et les substances nutritives sont apportées sous forme de solution en quantité optimale dans le but d'obtenir la plus grande touffe dans l'espace délimité par le pot.

Au début du printemps, la moitié des plantes est transférée dans une serre chauffée et éclairée pendant 20 jours afin d'accélérer l'avancement des stades de développement. Nous avons créé ainsi deux types différents par le niveau d'évolution vers le stade de reproduction. Puis nous avons fait subir aux nouvelles touffes une sélection pour l'uniformité du point de vue du nombre et de la hauteur des talles, afin de minimiser la variance due aux différences initiales entre les individus.

Le mélange de ces deux types consiste à approcher les pots selon un dispositif d'arrangement, suivant le schéma que nous avons tracé dans un article antérieur (NGUYEN V. J., 1968). L'ensemble est placé en serre chauffée mais non éclairée, ceci dans le but de ne pas affecter la croissance des plantes qui ont été exposées à la température élevée, tout en profitant de la faible intensité de la lumière du printemps. Toutes ces précautions, ainsi que la densité intense du peuplement, contribuent à accentuer l'effet de l'ombrage sur la capacité de compétition.

Nous avons réalisé ainsi une expérience, comportant quatre traitements de proportions différentes de mélange, arrangés selon la méthode des blocs randomisés, avec quatre répétitions.

La récolte fut effectuée au moment où le type qui était maintenu à l'extérieur est arrivé au stade de montaison.

### *Expérience 2 : effet de vernalisation d'une variété tardive de ray-grass sur le phénomène de compétition*

La préparation du matériel végétal dans cette expérience s'est produite dans les mêmes conditions en ce qui concerne le clonage et la sélection pour l'uniformité. Cependant, nous utilisons ici deux génotypes : un tardif et un précoce. Nous profitons alors de la caractéristique du

tallage continu chez les variétés tardives dans le but de contrôler les effets de ce caractère. Ainsi, nous avons fait vernaliser un grand nombre de clones d'un génotype tardif sous des conditions de châssis froid pendant l'hiver. Un nombre équivalent de clones d'un génotype précoce a été maintenu dans des conditions chauffées et éclairées de serre.

Les deux types ainsi créés se ressemblent en ce qui concerne le tallage, mais diffèrent l'un de l'autre par la précocité de réalisation du stade de montaison. Leur mélange fut effectué en proportions de 0, 25, 50, 75 et 100 p. 100 de l'un et l'autre des deux génotypes. Les plantes furent enlevées de leurs pots et repiquées sur des bacs contenant un tiers de sable fin, de terre minérale et de terreau.

Le schéma suivant représente le dispositif d'arrangement des plantes dans les bacs. Nous en donnons ici deux, le premier représente le mélange 25-75 et 75-25 de l'un et de l'autre des deux génotypes ; le second montre les positions des individus provenant des deux génotypes dans un mélange de 50 p. 100 de chaque génotype.

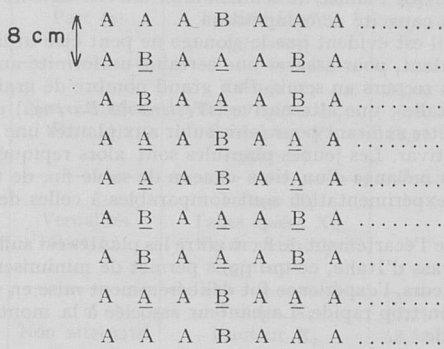



FIG. 1. — *Schéma représentant les positions des plantes appartenant à des génotypes différents dans les mélanges de 25-75 et 75-25.*

Les plantes soulignées sont celles qui servent de support aux mesures et sont récoltées

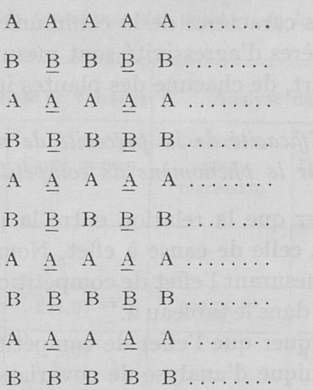



FIG. 2. — *Schéma représentant les positions des plantes appartenant à deux génotypes différents dans les mélanges de* 50-50.

Les individus soulignés servent de support aux mesures et sont récoltés

Il est intéressant d'y remarquer que les proportions de mélange correspondent d'une part au nombre des individus appartenant à ces deux génotypes et d'autre part aux positions des plantes avec leurs voisines.

Il faut noter que les plantes soulignées sont récoltées, les autres servent à créer l'ambiance. Quand nous parlons de caractères de peuplement, il s'agit de la moyenne du nombre des talles ou des talles montées de toutes les plantes, qui se trouvent dans le bac.

Nous avons réalisé ainsi une expérience comportant quatre traitements de proportions différentes pour chaque génotype (0, 25, 50, 75, 100), arrangés selon la méthode de « bloc complet » avec 16 observations.

La récolte fut effectuée au stade de floraison pour les plantes vernalisées.

*Expérience 3 : effet de l'alternativité chez* Lolium multiflorum *sur la capacité de compétition*

Nous avons fait l'hypothèse que l'année de semis, l'alternativité agit de même manière que la précocité de montaison sur la capacité de compétition.

Pour cette caractéristique, il est évident que le clonage ne peut être utilisé dans la préparation du matériel végétal. Cependant, pour assurer une certaine uniformité au point de vue de la vigueur générale, nous avons eu recours au semis d'un grand nombre de graines de chacune des deux variétés de ray-grass d'Italie : une alternative (*Westerwold Barenza*) et l'autre non-alternative (*Tiara*). Le nombre doit être suffisant pour faire subir aux plantes une sélection rigoureuse pour l'uniformité de chaque cultivar. Les jeunes plantules sont alors repiquées dans des pots de 9 cm de diamètre, contenant un mélange d'un tiers chacun de sable fin, de terre minérale et de terreau. Les autres étapes de l'expérimentation sont comparables à celles de la deuxième expérience.

Cependant, il faut noter que l'écartement de 8 cm entre les plantes est suffisant pour contrôler le tallage excessif chez le ray-grass d'Italie, ce qui nous permet de minimiser l'effet de ce caractère dans le phénomène. Par ailleurs, l'expérience fut délibéremment mise en place très tard dans la saison pour éviter une épiaison trop rapide. La hauteur associée à la montaison a constitué la variable mesurée dans notre étude.

## RÉSULTATS

Le tableau 1 présente d'une part la capacité de compétition, mesurée par le poids en vert individuel et d'autre part les caractères d'agressivité, dont les critères diffèrent dans chacune des expériences. Dans la première, le caractère d'agressivité est représenté par le nombre de talles montées des quatre plantes entourant celle qui sert de plante sensible. Dans la seconde, les caractères d'agressivité sont représentés par la moyenne d'une part du tallage et d'autre part du nombre des talles montées de l'ensemble des plantes qui se trouvent dans le même bac. De cette façon, ces données représentent les caractères de la communauté en général. Dans la troisième expérience, les caractères d'agressivité sont mesurés par le tallage d'une part, et par la hauteur d'autre part, de chacune des plantes individuelles.

### A. — *Efficacité de la précocité de montaison sur le phénomène de compétition*

Nous pouvons constater que la relation entre la précocité de montaison et la capacité de compétition est celle de cause à effet. Nous avons effectué une analyse de variance du poids vert, mesurant l'effet de compétition de la première expérience ; les résultats sont récapitulés dans le tableau 2.

Nous pouvons y remarquer que l'effet de compétition est hautement significatif. Cependant, par la technique d'analyse de covariance pour corriger la partie de variance due à l'influence de la précocité de montaison, l'effet résultant devient non significatif. Ceci montre que la précocité de montaison est la cause unique du phénomène de compétition dans ce cas.

TABLEAU I

*Effet de la précocité de montaison et du tallage sur la capacité de montaison*

| Expérience | Types | Proportions en % / Caractères | 0 | 25 | 50 | 75 | 100 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Expérience 1 | Part (*a*) | Talles épiées (X) | 0,00 | 24,40 | 43,20 | 64,80 | |
| | | Poids vert (Y) (g/plante) | 23,00 | 19,60 | 14,00 | 8,20 | |
| Expérience 2 | Non vernalisés Part (*b*) | Tallage $X_1$ | 94,00 | 69,28 | 69,34 | 66,52 | |
| | | Talles épiées $X_2$ | 0,00 | 1,72 | 4,22 | 6,56 | |
| | | Poids vert Y (g/plante) | 16,40 | 15,70 | 12,30 | 11,20 | |
| | Vernalisés Part (*c*) | Tallage $X_1$ | | 69,28 | 69,34 | 66,52 | 73,25 |
| | | Talles épiées $X_2$ | | 1,72 | 3,22 | 5,56 | 5,94 |
| | | Poids vert (Y) (g/plante) | | 35,50 | 37,80 | 30,20 | 24,80 |
| Expérience 3 | Non alternatif Part (*d*) | Tallage $X_1$ | 17,21 | 16,17 | 15,29 | 13,21 | |
| | | Hauteur $X_2$ | 48,54 | 48,04 | 51,92 | 44,20 | |
| | | Poids vert Y (g/plante) | 16,75 | 18,83 | 16,71 | 12,13 | |
| | Alternatif Part (*e*) | Tallage $X_1$ | | 15,92 | 17,71 | 19,42 | 18,83 |
| | | Hauteur $X_2$ | | 56,25 | 54,38 | 53,54 | 54,21 |
| | | Poids vert Y (g/plante) | | 23,17 | 20,75 | 23,67 | 18,83 |

TABLEAU 2

*Analyse de variance et de covariance des données de la première expérience*

| Source de variation | Analyse de variance | | Analyse de covariance | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | DL | Carré moyen | Correction pour régression | DL | Carré moyen corrigé |
| Répétition ..... | 4 | 38 | | 4 | |
| Traitement ..... | 3 | 211,07 ** | 617,74 ** | 2 | 7,73 NS |
| Erreur ..... | 12 | 5,07 | | 12 | 4,61 |

* : indique le niveau 5 p. 100 de signification ; ** : 1 p. 100 ; NS : non-significatif ; DL : degré de liberté.

1. *Nature indirecte de la cause dans le phénomène de compétition.*

Cependant, la cause (le caractère) dans le phénomène de compétition n'agit pas en tant que telle, mais par la contrainte qu'elle crée entre tous les individus dans le milieu. Dans le cas précédent, la cause est efficace dans la détermination de l'effet en raison d'une part de la densité intense du peuplement et du faible ensoleillement du printemps, d'autre part de la durée courte de l'expérience pour que l'évolution structurale des causes n'entre pas en jeu (NGUYEN V. J., 1969). Il résulte ainsi que l'intensité de l'ombrage est liée directement à l'efficacité d'un caractère.

Dans la deuxième expérience, bien que le mode d'action (ombrage) de la cause (précocité de montaison) dans le phénomène de compétition soit le même que dans la première, l'intensité de la contrainte créée est insuffisante et il en résulte une situation contraire. Ceci apparaît dans l'analyse de variance et de covariance du poids vert des plantes vernalisées et des non-vernalisées que nous résumons, d'autre part, dans le tableau 3.

TABLEAU 3

*Analyse de variance et de covariance des données de l'expérience 2*

| Génotypes | Source de variation | Analyse de variance | | Analyse de covariance | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | DL | Carré moyen | due à la régression partielle sur $X_1$ et $X_2$ | $X_1$ sans $X_2$ | $X_2$ sans $X_1$ | DL | Carré moyen corrigé |
| Tardif | Traitements (Proportions) | 3 | 33,65 NS | 40,23 NS | 56,85 NS | 8,63 NS | 3 | 6,83 NS |
| Vernalisé | Individus | 60 | 25,23 | | | | 58 | 5,12 |
| Précoce | Traitements (Proportions) | 3 | 6,45 NS | 5,86 NS | 1,92 NS | 0,06 NS | 3 | 2,54 NS |
| Non vernalisé | Individus | 60 | 4,85 | | | | 58 | 1,92 |

L'analyse de variance montre en effet que pour les plantes précoces mais non-vernalisées, donc incapables d'effectuer la montaison, l'effet de compétition n'est pas significatif. Ceci indique que malgré qu'il y ait montaison des éléments vernalisés, la contrainte que ceux-ci créent dans le milieu n'est pas suffisante pour affecter la croissance des individus au stade végétatif. Cette observation démontre bien la nature indirecte de la précocité de montaison comme cause dans le phénomène de compétition en raison de la présence d'un autre facteur : l'ombrage qui lie l'effet à la cause.

2. *Effet de la contrainte généralisée sur le phénomène.*

Les éléments tardifs sont certes vernalisés dans ce cas, mais ils continuent à taller par la suite ; ainsi le peu de talles montées n'est suffisant que pour créer une

sorte de contrainte localisée, qui devient plus nuisible pour quelques plantes que pour les autres. Ceci retentit sur l'importance de la variance entre les individus qui masque l'effet de la compétition. Nous avons effectué une analyse de covariance d'une part pour faire ressortir la contribution de chaque caractère et d'autre part pour soustraire de l'erreur expérimentale l'effet aberrant dû à la nature localisée de la contrainte. Nous pouvons constater dans le tableau 3 que l'erreur expérimentale corrigée est raffinée d'une manière considérable, cependant l'effet principal dû aux causes diminue également. Ceci montre que l'effet dû aux caractères d'agresssivité dans le phénomène de compétition ne peut s'exprimer que par une covariation entre les individus et la contrainte localisée.

3. *Phénomène de persistance de la capacité de compétition.*

Cette observation nous mène à penser qu'il faut décomposer la variance entre les individus en celle due à l'erreur expérimentale et celle due aux individus. Ce qui n'est pas possible dans notre cas en raison de la nature des dispositifs d'arrangement entre les traitements et des données prélevées. Cependant, nous pensons qu'un test du rapport de ces deux variances nous donne une idée sur la persistance du phénomène de compétition, c'est-à-dire nous permet de sentir dans quelle mesure la contrainte créée dans le milieu a été généralisée.

4. *La capacité de compétition résulte de l'interaction entre les caractères.*

Ce phénomène cependant est très important en ce qui concerne l'efficacité de la capacité de compétition dans l'évolution. En effet, la capacité de compétition résulte de l'interaction entre les causes. Physiologiquement, le coefficient de corrélation entre le tallage et la montaison est négatif ; c'est-à-dire qu'à la montaison, le tallage cesse. Ainsi, dans nos expériences de cet article, nous pouvons remarquer dans le tableau 5 que pour les plantes vernalisées et alternatives capables d'effectuer la montaison et qui ne sont pas affectées par le milieu social, ces coefficients sont significativement négatifs. Par contre, pour les plantes non-vernalisées et non-alternatives, ces coefficients deviennent non-significatifs, c'est-à-dire que le tallage est affecté par le milieu social.

Il en résulte que le phénomène de compétition est momentané, c'est-à-dire qu'à certain moment au cours de la période de croissance le développement d'un certain caractère est affecté et ceci agit en retour sur la capacité de compétition. Si à ce moment critique, l'intensité de contrainte n'est pas suffisante pour influencer l'expression de ce caractère, celui-ci continue à se développer et il en résulte une situation hétérogène.

B. — *Relation entre la contrainte dans le milieu et les individus*

Il est évident ainsi que dans le cas de précocité de montaison, c'est l'ombrage créé par les talles montées dans le milieu qui influence directement la capacité de compétition. De ce point de vue, si une méthode peut être conçue pour mesurer cette contrainte dans le temps et dans l'espace, la cause apparaît alors comme directe. Il en résulte que la contrainte est créée conjointement par tous les individus dans le milieu et chacun des individus subit en retour une influence qui est fonction de l'intensité de cette contrainte dans la niche écologique individuelle où il se trouve.

1. *Relation entre la nature de la contrainte et celle des plantes.*

Il est évident que l'effet de la compétition sur chacun des individus est relatif à la nature et l'intensité de la contrainte. Dans le but d'illustrer ce phénomène, nous avons effectué une analyse de variance sur le poids en vert des plantes alternatives et non-alternatives provenant de la troisième expérience dont les résultats sont résumés dans le tableau 4.

TABLEAU 4

*Analyse de variance et de covariance de la troisième expérience*

| Génotypes | Source de variation | Analyse de variance | | Analyse de covariance | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | DL | Carré moyen | due à la régression partielle sur $X_1$, $X_2$ | $X_1$ sans $X_2$ | $X_2$ sans $X_1$ | DL | Carré moyen corrigé |
| Non alternatif | Traitements | 3 | 192,51 ** | 215,81 ** | 37,84 NS | 173,82 ** | 1 | 145,92 ** |
| | Individus | 92 | 25,10 | | | | 92 | 9,37 |
| Alternatif | Traitements | 3 | 120,82 NS | 9,91 NS | 0,62 NS | 3,21 NS | 1 | 342,64 ** |
| | Individus | 92 | 45,25 | | | | 92 | 23,50 |

L'analyse de variance dans ce tableau montre que l'ombrage a été efficace dans la détermination de l'effet de compétition pour les plantes non-alternatives en croissance végétative. Par contre, pour les éléments alternatifs, qui ne sont pas affectés par ce milieu social, il n'y a pas de différence significative entre les traitements.

2. *Résistance de l'individu vis-à-vis du milieu social.*

Rappelons que les caractères d'agressivité dans ce troisième article sont mesurés individuellement. Ce qui nous permet de décomposer la contribution de chaque caractère à l'effet général. Dans ce but, nous avons effectué une analyse de variance pour préciser d'une part, l'effet dû à chacun des deux caractères mesurés et pour corriger d'autre part, celui dû à l'ensemble de l'effet général. Les résultats sont résumés dans le tableau 4. On peut y remarquer que la variance de l'effet général chez la variété non-alternative résulte de la diminution de la hauteur. Cependant, la variance corrigée est encore significative, montrant qu'un ou d'autres caractères sont en cause. Parmi ceux-ci, nous pouvons citer la dimension des talles, un caractère peu sensible à la densité et à l'effet du milieu chez le Ray-grass d'Italie.

Par contre, comme les éléments alternatifs ne sont pas affectés dans leur croissance par le milieu social, l'effet dû à ces deux caractères n'est pas significatif. Cependant, la variance corrigée devient significative, montrant que d'autres caractères, dont la dimension des talles, ont subi des modifications plastiques en fonction des traitements.

## DISCUSSION

Dans le but de mieux comprendre la précocité de montaison en tant que cause dans le phénomène de compétition, nous allons étudier d'abord le mécanisme de production de l'effet par la cause. Ensuite, nous examinerons la relation causale entre la précocité et capacité de montaison.

### I. — *Mécanisme de production de l'effet dans la compétition*

Dans cette première partie, nous allons discuter des mécanismes de la production de contrainte par la précocité de montaison et ceux de cette contrainte sur la capacité de montaison. Par ailleurs, nous allons examiner l'efficacité relative de la compétition produite par la précocité de montaison dans l'évolution et dans des applications pratiques.

a) *Mécanismes de production de la contrainte et son effet.*

La façon dont la précocité de montaison joue en tant que caractère d'agressivité est vraisemblablement liée au pouvoir de former une couverture végétale. La compétition pour la lumière se produit alors entre les plantes montées et celles qui restent au stade végétatif. Plusieurs chercheurs (Monsi, Saeki, 1953 ; Kasanga et Monsi, 1954 ; Davidson et Phillips, 1958, cités par Donald, 1963) précisent que l'interception par une couverture végétale varie d'une manière exponentielle selon la loi de Beer, d'où l'expression :

$$I = I_0 e^{-KL}$$

dans laquelle I représente l'intensité de la lumière sous le couvert $I_0$ l'intensité lumineuse au-dessus de la culture, L, l'indice de surface foliaire au-dessus du point mesuré et K le coefficient d'extinction. Cette expression signifie que l'intensité lumineuse diminue d'une manière exponentielle, à mesure qu'elle pénètre dans une couverture végétale.

Cependant, l'efficacité de cette couverture formée de talles montées en tant que contrainte dans le phénomène de compétition est liée d'abord à l'intensité de l'ensoleillement. En effet, Donald (en citant les mêmes auteurs ci-dessus) rapporte que la réponse à la lumière d'une plante isolée est linéaire jusqu'à une intensité de l'ordre de 16 000 lux, niveau optimal de plusieurs espèces végétales. Cependant, la lumière d'une journée bien ensoleillée peut atteindre l'intensité de 100 000 lux et la matière sèche d'une prairie dense s'accroît d'une manière linéaire avec l'intensité jusqu'à un palier situé à un niveau variable suivant les espèces et les techniques d'exploitation.

Par ailleurs, l'efficacité de cette couverture est relative à la densité de talles montées dans le peuplement. De ce point de vue, nous pouvons constater que la précocité de montaison n'est pas un caractère d'agressivité pouvant entraîner une sélection fatale pour les individus au stade végétatif. Ceci s'explique d'une part parce que le nombre de talles est conditionné par la richesse du milieu et que les feuilles forment un angle aigu avec les tiges ce qui permet une certaine pénétration de la lumière et d'autre part parce que la montaison se produit en général dans une période où l'ensoleillement est élevé.

Mais la précocité de montaison est cependant un caractère d'agressivité important, en raison du soudain développement de la couverture végétale. L'action nuisible de l'interception lumineuse ne semble pas avoir de contrepartie de la part des éléments tardifs. Enfin et surtout, les conditions climatiques qui favorisent le développement de ce caractère sont constantes d'une année à l'autre, ce qui entraîne un processus de répétition au cours des années.

b) *Mécanisme de production de l'effet par la contrainte.*

Il est évident ainsi que la contrainte est créée conjointement dans le milieu par tous les individus. Cependant, l'effet de celle-ci sur chacun des éléments est relatif d'une part à leurs caractéristiques et d'autre part à l'intensité de la contrainte qui se trouve dans le micro-milieu, concernant chacun d'une manière directe et immédiate. Le coefficient de corrélation physiologique est normalement négatif, c'est-à-dire que la montaison inhibe le tallage (visible dans le tableau 5), cependant, dans notre cas, celui-ci n'est pas significatif pour les plantes qui sont affectées par la contrainte. Ceci montre que le tallage continu ne correspond plus à la tardivité. Il en résulte ainsi que la contrainte agit sur le développement de certains caractères.

Dans des essais de mélanges de variétés, de précocité différente, où un ombrage des précoces s'exerce sur les tardives, MANSAT (1967) a observé une réduction de tallage des éléments tardifs ainsi qu'une perturbation dans leur montaison éventuelle. Quelques talles de ces plantes tardives subissent des malformations plastiques en « rosette perchée » situation où la couronne des feuilles se trouve au bout d'une tige allongée, bien que l'apex soit encore au stade végétatif.

Cependant, l'effet de la contrainte créée par la couverture végétale formée de talles montées n'est pas fatale pour des éléments tardifs. Nous avons constaté que la régression totale des éléments en croissance végétative ne se produit que dans des conditions difficiles (sécheresse...). Il en résulte ainsi que ceux-ci demeurent en état de latence ; ce qui leur permet de dominer par la suite, si les conditions du milieu deviennent favorables. Ceci est encore accentué par les coupes qui éliminent les éléments précoces.

Nous pouvons conclure que l'efficacité de la précocité de montaison dans la compétition dépend en une large mesure de cet effet d'inhibition de tallage aux dépens des éléments tardifs. Cependant, quand la couverture de talles montées n'est pas assez dense, ce caractère présente des faiblesses. D'abord parce qu'il y a toujours une corrélation négative entre la précocité de montaison et le tallage. Puis au moment de la formation des graines des éléments précoces, les plantes restées au stade végétatif, si celles-ci ne sont pas recouvertes et écrasées par d'autres, continuent à taller et possèdent ainsi l'avantage d'exploiter avec une meilleure efficacité les facteurs nutritionnels. Il en résulte ainsi que la production de graines des éléments précoces est beaucoup diminuée, provoquant un ralentissement dans l'évolution du peuplement en mélange.

c) *Efficacité de la compétition conditionnée par la précocité de montaison.*

1. *La précocité de montaison et la formation de l'écotype.*

Un écotype, surtout chez le Ray-grass anglais est bien défini par un certain nombre de caractères dont la précocité de montaison et d'épiaison. Il s'ensuit que la

formation des graines d'un génotype donné est particulièrement favorisée par les conditions climatiques dans une localité, et celui-ci tend à produire plus de graines que les autres.

De plus, comme les variations saisonnières ont des caractéristiques à peu près constantes d'une année à l'autre, ceci permet à certains allèles de maintenir un avantage d'une manière répétée à la longue pour finalement prendre une place importante dans la population.

Quand elles constituent la majorité du peuplement, les plantes possèdent pour un caractère donné un même génotype, tendent à agir ensemble pour l'élimination des pieds minoritaires et défavorisés. Ainsi ce génotype gagne du terrain pour constituer un écotype dans cette région.

2. *La précocité de montaison et les conséquences pratiques.*

Dans les cultures fourragères destinées au pâturage ou à l'affouragement en vert, le mélange d'une variété précoce avec une tardive n'apporte pas souvent, en raison du phénomène de compensation, un accroissement de rendement total. Un mélange interspécifique peut devenir plus intéressant parce qu'il y a une période d'indépendance et de coopération bien plus longue avant que la compétition ne se produise.

Cependant, un mélange d'une variété précoce avec une tardive peut être avantageux sous un autre aspect ; l'étalement dans le temps de la matière verte entraîne un élargissement de l'éventail de la période de pâturage. En effet, les éléments précoces du mélange démarrent plus tôt dans la saison et dominent le peuplement. Ce qui nous permet d'effectuer une coupe à la fin du mois d'avril, où la matière verte est encore précieuse.

Il peut s'établir un équilibre où les éléments tardifs sous les conditions normales de température et de précipitation du printemps ne sont pas éliminés. Comme ceux-ci sont encore en début de développement ils participeront d'une manière importante à la repousse et permettront une deuxième coupe plus intéressante.

Cette caractéristique pourrait aboutir à la réalisation d'un meilleur rendement annuel. Cependant, dans un mélange d'une variété précoce avec une tardive se pose le problème de la qualité du produit. En effet, si le rythme de coupe est celui de la variété précoce, le mélange contient des éléments jeunes (tardifs) trop chargés d'eau. Si au contraire on suit le rythme de la variété tardive, les éléments vieux (précoces) se composent principalement de cellulose.

On peut donc constater que lorsque cette absence d'uniformité crée en fait un problème pratique et que le rendement repose essentiellement sur une seule récolte, comme pour une production de foin, une telle sorte de mélange n'est pas à recommander. Dans ce cas, on a intérêt à sélectionner une variété dont le développement est le mieux adapté à des conditions de milieu pour obtenir le meilleur rendement en une récolte et l'homogénéité maximale.

3. *Alternativité en tant que caractère d'agressivité.*

Par contre, dans une région où les deux types coexistent, l'alternativité chez le Ray-grass d'Italie ne constitue pas un caractère d'agressivité important. Dans un mélange agronomique, l'alternativité s'exprime comme la précocité de montaison pendant la première année. Cet avantage est compensé puisqu'il y a une corrélation

négative de l'ordre de — 0,92 entre le tallage et l'alternativité. Les années qui suivent l'avantage sélectif des plantes alternatives disparaît car les deux types ont des montaisons simultanées. Le coefficient de sélection lié à l'alternativité n'a donc de valeur que l'année de semis.

## II. — *Relation causale entre la précocité de montaison et la capacité de compétition*

Nous avons démontré dans un article précédent que la relation entre les caractères d'agressivité et la capacité de compétition correspond à celle de cause à effet (NGUYEN V. J., 1969). Dans le but de faire ressortir cette relation, il nous parait approprié d'utiliser la méthode d'analyse de piste, qu'on peut rencontrer très souvent dans la génétique quantitative.

a) *Rappels de la méthode.*

Comme la méthode n'est pas classiquement employée dans le domaine des études écologiques, nous jugeons opportun de donner ici quelques rappels.

La relation de cause (X) à effet (Y) est définie par un coefficient de piste $p(Y \leftarrow X) = py \cdot x$ égal à la fraction de l'écart-type de Y due à l'influence de X, rapporté à l'écart-type de Y ($\sigma_{y \cdot x}/\sigma_y$), c'est-à-dire :

$$p(Y \leftarrow X) = py \cdot x = \frac{\sigma y \cdot x}{\sigma y}$$

Ainsi, chercher le coefficient de piste consiste à trouver la valeur de l'écart-type de Y dû à l'influence de X selon chacun des cas.

1. *Cas de cause simple.*

Dans une combinaison linéaire, l'écart-type de Y dû à l'influence d'une seule cause X est défini par l'expression $\sigma_{y \cdot x} = b_{y \cdot x} \sigma_x$ où $b_{y \cdot x}$ est le coefficient de régression de Y sur X.

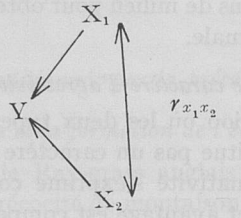
Il en résulte que : $p_{y \cdot x} = b_{y \cdot x} \dfrac{\sigma_x}{\sigma_y} = r_{y \cdot x}$.

Le coefficient de piste dans le cas d'une seule cause est égal au coefficient de corrélation.

Si cette cause détermine complètement l'effet, nous avons l'expression $p^2_{y \cdot x} = 1$. Cependant, une complète détermination par une seule cause est rare dans la nature ; de plus l'erreur expérimentale joue un rôle. Ainsi, l'importance du coefficient de détermination conditionne le niveau d'adaptation de la cause à l'effet.

2. *Cas de deux causes liées.*

Dans ce cas, nous avons le schéma :



où l'effet Y est déterminé par deux causes distinctes $X_1$ et $X_2$ liées entre elles par un coefficient de corrélation ($r_{x_1x_2}$).

Dans ce cas, l'écart-type de Y dû à l'influence de $X_1$ est égal au produit de l'écart-type de $\sigma x_1$ par le coefficient de régression partielle ($b_{yx,\ x_2}$). Ainsi, nous avons l'expression :

$$\sigma_{xy_1} = b_{yx_1x_2} \quad \sigma_{x_1}$$

de même :

$$\sigma_{xy_2} = b_{yx_2x_1} \quad \sigma_{x_2}$$

par définition le coefficient de piste devient :

$$p_{yx_1} = \frac{\sigma_{yx_1}}{\sigma_y} = b_{yx_1x_2} \frac{\sigma_{x_1}}{y}$$

$$p_{yx_2} = \frac{\sigma_{yx_2}}{\sigma_y} = b_{yx_2x_1} \frac{\sigma_{x_2}}{y}$$

Il résulte que le coefficient de piste consiste en un coefficient standardisé de régression linéaire.

La complète détermination de l'effet (Y) par ces deux causes est définie par l'expression :

$$p^2_{yx_1} + p^2_{yx_2} + 2p_{yx_1}\ p_{yx_2}\ r_{x_1x_2} = 1$$

Ainsi, d'après l'importance de chaque coefficient de détermination ($d_{yx1} = p^2_{yx1}$ ; $d_{yx_2} = p^2_{yx_2}$), nous pouvons juger du niveau de détermination de chacune des causes. La somme de ces coefficients (en tenant compte du coefficient de corrélation) nous donne une idée sur l'adaptation de la relation de l'ensemble des causes mesurées à l'effet. Le résidu, à la suite d'un test possible, pourrait être attribué à l'erreur expérimentale ou à des autres causes non-déterminées.

b) *Relation de piste entre la précocité et la capacité de montaison.*

Nous avons effectué une analyse de piste des données récapitulées dans le tableau 1, les résultats ainsi que les schémas traçant les relations de cause à effet sont présentés dans le tableau 5.

Cette analyse nous permet de réunir les mérites de celle de variance et de covariance ; il en résulte une ressemblance frappante d'interprétation dans les deux cas.

1. *Expérience 1.*

Il est évident que dans la première expérience, la précocité de montaison constitue la seule cause mesurée. Nous avons trouvé un coefficient de détermination de 0,901 9 pour ce caractère, indiquant une adaptation de la relation causale entre la précocité de montaison et la capacité de compétition. Dans ce cas, le résidu de 0,098 1 est suffisamment faible pour être attribué à l'erreur expérimentale. Ces observations nous permettent de conclure que la précocité de montaison agit efficacement comme une cause dans le phénomène de compétition.

2. *Expérience 2.*

Rappelons que les caractères d'agressivité dans l'expérience 2 sont présentés en tant que moyennes de l'ensemble du peuplement. Du tableau 6, nous pouvons constater que le niveau de détermination par le tallage est assez faible, ce qui est

conforme à notre effort pour maintenir sous contrôle ce caractère. Ainsi, la précocité de montaison reste la cause principale dans la détermination des effets de compétition, comme l'indique l'importance des coefficients de piste pour chacun des caractères.

TABLEAU 5

*Relation de piste entre la précocité de montaison et la capacité de compétition*

| Expériences | 3 schémas des relations cause-effet | Génotypes | $r_{y_1 x_2}$ | $p_{yx_1}$ | $p_{yx_2}$ | Détermination par la cause ou les causes |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Exp. 1 | X (précocité de montaison) → Y ← Résidu | non accéléré | | | 0,950 | 0,902 |
| Exp. 2 | $X_1$ (tallage) ↔ $r_{x_1x_2}$ ↔ $X_2$ (précocité) → Y ← Résidu | non vernalisé | 0,194 | — 0,309 | — 0,732 | 0,721 |
| | | vernalisé | — 0,815 | — 0,273 | — 0,530 | 0,117 |
| Exp. 3 | $X_1$ (tallage) ↔ $r_{x_1x_2}$ ↔ $X_2$ (hauteur) → Y ← Résidu ; $X_3$ (non mesuré) → Résidu | non alternatif | 0,550 | 0,657 | 0,307 | 0,747 |
| | | alternatif | — 0,968 | — 0,378 | 0,152 | 0,276 |

N. B. : $r_{x_1x_2}$, $p_{yx_1}$, $p_{yx_2}$ désignent les coefficients de corrélation entre $x_1$, $x_2$ et le coefficient de piste dû à $x_1$ et à $x_2$ respectivement.

La somme des coefficients de détermination montre que, chez les types vernalisés, qui ne sont pas influencés par ce milieu social, ces deux caractères ne sont pas efficaces comme causes dans le phénomène de compétition. Il est évident que le résidu dans ce cas est trop important pour n'être attribué qu'à l'erreur expérimentale.

La somme des coefficients de détermination par ces deux causes est importante, montrant leur efficacité dans la production de l'effet dans le cas des plantes non-vernalisées. En dépit de l'importance du résidu, nous pouvons l'attribuer à l'erreur expérimentale en raison de la grandeur de la variance entre les individus (tabl. 3).

Ce résultat illustre un mérite supplémentaire de la méthode d'analyse de piste ; ceci ne peut être décelé par l'analyse de covariance (tabl. 3).

3. *Expérience 3.*

Les interprétations sur la détermination de l'effet par ces causes mesurées ressemblent, comme l'indique le tableau 5, à celles dans la deuxième expérience. Cependant, les caractères d'agressivité sont présentés ici en tant que mesures individuelles.

c) *Caractéristiques liées au comportement de la vie communautaire des végétaux.*

Il est évident que la précocité de montaison est liée à la reproduction d'un génotype, cependant l'expression de ce caractère dans un peuplement devient une caractéristique liée au comportement dans la vie communautaire des végétaux, ce que nous appelons agressivité. Celle-ci détermine la survie et éventuellement sa dominance dans la population.

Nous pouvons constater d'abord que l'agressivité est dotée d'une amplitude de différence entre les génotypes ou espèces dans un peuplement. Comparons les résultats des deux premières expériences ; l'effet de compétition conditionné par la précocité de montaison dans un cas par rapport à l'autre est différent, ceci est en fonction de l'intensité d'agressivité entre les génotypes dans le peuplement.

Par ailleurs, l'agressivité est une caractéristique relative, liée à la nature des génotypes dans le peuplement d'une part et aux conditions du milieu physique d'autre part. En ce qui concerne la nature des génotypes, nous pouvons constater que l'agressivité relative de l'un par rapport à l'autre est plus importante en raison de la différence de nature des précocités de montaison des deux types. De ce point de vue, l'agressivité d'un génotype dépend de la nature de son associé dans le peuplement. Nous pouvons imaginer qu'il y a une infinité de cas possibles d'agressivité, compte tenu des combinaisons que l'on peut réaliser avec des génotypes d'une même espèce ou entre espèces végétales.

Par ailleurs, l'expression des caractères ainsi que l'influence de la contrainte est liée aux conditions du milieu physique. Il est évident que l'agressivité est relative aux conditions du milieu. Pour illustrer ce phénomène de la compétition, nous avons effectué une analyse de variance des données de nos trois expériences, pour décomposer des variances dues à chaque degré polynomial en fonction des proportions de mélange. Ceci donne lieu au tableau 6.

TABLEAU 6

*Analyse de variance des données récapitulées dans le tableau 1, pour montrer la curvilinéarité des équations de compétition*

| *n* Expérience | Types | Linéaire | Quadratique | Cubique |
|---|---|---|---|---|
| 1re | non accélérés | 625,00 ** | 7,20 NS | 1,00 NS |
| 2e | non vernalisés | 18,05 NS | 0,04 NS | 1,25 NS |
| | vernalisés | 17,11 NS | 83,72 NS | 0,12 NS |
| 3e | non alternatives | 307,20 * | 266,67 * | 3,68 NS |
| | alternatives | 175,21 NS | 12,04 NS | 175,21 NS |

Nous pouvons y constater que les variances pour le second degré sont importantes, montrant le curvilinéarité des équations. Nous pouvons conclure qu'il existe un certain seuil dans le phénomène de compétition. Cependant, compte tenu des

éléments qui constituent les conditions du milieu, nous pouvons penser que la compétition est un phénomène très complexe, ce qui sera précisé dans un autre article.

## CONCLUSIONS

La connaissance des caractères liés aux relations sociales entre espèces est un guide précieux pour l'étude de l'évolution de la sélection, de l'écologie et même des techniques d'exploitation agricole.

Nous avons dégagé l'importance du caractère « précocité de montaison » dans une communauté de graminées prairiales. Ceci peut nous amener à quelques réflexions sur la structure des écotypes chez diverses espèces.

Chez les légumineuses comme la luzerne, où la précocité de floraison ne peut être aussi nettement considérée comme un caractère d'agressivité, les écotypes récoltés en divers points présentent tous une très forte variabilité génétique pour la date de floraison.

Par contre, chez les graminées, où la précocité de floraison est liée à une montaison qui constitue un caractère d'agressivité, chaque écotype trouvé dans une niche écologique donnée présente une tranche de bien plus faible variabilité, et constitue de ce fait un type agronomique beaucoup plus précis.

On ne peut donc comprendre la structure d'un écotype qu'en l'étudiant en fonction des relations sociales établies dans une communauté dense.

Cette conclusion corrobore celle de MILNE (1961) qui attirait notre attention sur la nécessité d'étudier les organismes vivants dans leur milieu communautaire. Dans la réalité, les plantes sont souvent cultivées en peuplement dense. Les résultats de recherches obtenus en culture isolée peuvent devenir, selon ces points de vue, inutiles ou faux en ce qui concerne leurs possibilités d'application, du moins tant que l'on cultive une communauté dense.

*Reçu pour publication en mai 1970.*

## REMERCIEMENTS

Je remercie vivement M. Yves DEMARLY, professeur à la Faculté des Sciences d'Orsay, Directeur de Recherche à l'Institut national de Recherches agronomiques et M. Paul MANSAT, Maître de Recherche à la Station d'Amélioration des Plantes fourragères de Lusignan pour leur aide constante dans la conception, la réalisation et la rédaction de ce travail effectué au sein de la Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86 - Lusignan.

## SUMMARY

### HEADING PRECOCITY AS SPECIFIC AGRESSIVITY CHARACTER

To have an insight into one specific agressivity character as an example in the study of competition phenomenon, heading precocity in *Lolium perenne* L. and a similar character, the alternativity in *L. multiflorum* was choosen on the ground of their importance in the forage crop production. To this end, three experiments were carried out and analyses of results brought about the conclusion that heading precocity as well as alternativity acted efficiently as an agres-

sivity character by difference in height at a given period. This character, however, was often related with tillering or tiller size, of which cultural methods and wintering, that were used to the purpose of controlling the effects, have not come about to satisfactorily eliminate their interferences.

More or less, these results may be applied to the conclusion that heading precocity played an active role in the formation of ecotypes in the long range. Some inferences were also made about some aspects of practical interests, attribued to mixtures of early and late rye-grass varieties.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


Donald C. M., 1963. Competition among crop and pasture plants. *Adv. Agron.*, **15** (1), 118.

Li C. C., 1963. *Population genetics.* University of Chicago press. Chicago and London. Chapitre XII, 144-171.

Mansat P., 1967. Communication personnelle.

Nguyen V. J., 1968. Effet de l'extériorisation de la précocité de montaison sur la capacité de compétition. *Ann. Amélior. Plantes*, **13**, (4), 391-403.

Nguyen V. J., 1969. Structures, sensibilités et modalités d'action des caractères d'agressivité. *Ann. Amélior. Plantes*, **19** (4), 391-403.

Tukey J. W., 1964. *Causation, regression and path analysis. Statistics and mathematics in biology.* Hofner Publishing Company, New York. Chapitre III, 35-66.

Wright S., 1923. The theory of path coefficients : a reply to Niles's enticism. *Genetics* (8), 239-255.

Wright S., 1934. The method of path coefficients. *Ann. math. Stat.*, **5**, 161-215.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (3), 363-373

# SÉLECTION POUR LA RÉSISTANCE AU MILDIOU DU TOURNESOL A PARTIR D'HYBRIDES TOPINAMBOUR × TOURNESOL

P. LECLERCQ, Yvonne CAUDERON [1], Madeleine DAUGE [1]
avec la collaboration technique de P. BÉRARD et H. BONY

*Station d'Amélioration des Plantes,*
*Centre de Recherches de Clermont-Ferrand*
*Institut national de la Recherche agronomique*

RÉSUMÉ

Après sélection dans les descendances d'un hybride Topinambour (*Helianthus tuberosus*, $2n = 102$) × Tournesol (*Helianthus annuus*, $2n = 34$), pour une résistance au Mildiou venue du Topinambour, on a obtenu des plantes résistantes aneuploïdes ($2n = 35$). On a pu démontrer que la résistance était contrôlée par un gène ou système génique porté par le chromosome additionnel. Ce chromosome ne s'associe pas avec ceux du Tournesol et appartiendrait donc à l'un des deux génomes $A_{t1}$ ou $A_{t2}$ du Topinambour.

Au cours de la sélection, une plante résistante à $2n = 34$ a été obtenue, dont on ignore encore l'origine (translocation ou substitution ?).

Les possibilités d'utilisation de ce matériel sont discutées.

## I. — INTRODUCTION

Les dégâts provoqués en France par le Mildiou du Tournesol (*Plasmopara helianthi* NOV.) depuis 1966 sont bien connus (LOUVET et KERMOAL, PIERRE *et al.*, Cl. HAMANT). C'est pourquoi nous avons entrepris une sélection pour la résistance à ce parasite, en nous inspirant de l'idée émise en U. R. S. S. (VENCLAVOVIC et NOVOTEL'NOVA, PUSTOVOJT) selon laquelle certains *Helianthus* hexaploïdes et notamment le Topinambour (*H. tuberosus* L.) posséderaient des gènes de résistance qu'on n'a guère trouvés jusqu'à maintenant chez le Tournesol (*H. annuus* L.).

[1] Adresse actuelle : Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes, C. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78 - Versailles.

Des croisements systématiques entre ces deux espèces avaient été entrepris, dès 1962, à la Station d'Amélioration des Plantes de Clermont-Ferrand, par H. PLUMET, dans le but d'étudier les possibilités d'utilisation de ce genre d'hybrides à l'amélioration de l'une ou de l'autre des espèces parentes. L'analyse cytogénétique des premières générations a déjà permis de préciser les relations d'homologie des chromosomes des deux espèces et de poser des hypothèses de travail quant à l'utilisation de ce matériel en sélection (CAUDERON, 1965). C'est dans la $F_1$ de $R_4$ (1) qu'a été prélevé le matériel qui a servi de point de départ. Notre objectif était de transférer les gènes de résistance issus du Topinambour dans le génotype du Tournesol sans affecter le rendement. La marche à suivre dépendait évidemment du déterminisme de la résistance et de la position, dans les génomes du Topinambour, du ou des gènes à transmettre.

La présente note rend compte des premiers résultats obtenus et des conséquences qui en découlent pour l'utilisation du matériel en sélection.

## II. — MATÉRIEL

Toutes les plantes éprouvées, dont l'origine généalogique est présentée dans le tableau 1, sont issues de la même plante $F_1$ de $R_2$.

Le croisement initial avait été réalisé par H. PLUMET en 1962 entre le clone de Topinambour D. 19-6 et la variété-population de Tournesol *Saratov 169*. Un certain nombre de plantes $F_1$ tétraploïdes ($2n = 68$) avait été obtenu. L'une d'entre elles, castrée et pollinisée par la variété-population de Tournesol *Armavir 9343*, avait donné, en 1964, 46 plantes $F_1$ de $R_1$ dont 45 triploïdes ou subtriploïdes ($2n = \pm 51$), hautement stériles, et une subtétraploïde ($2n = 66$), avec un comportement méiotique voisin de celui des $F_1$ (CAUDERON, 1965), mais d'une fertilité exceptionnelle en recroisement avec le Tournesol. Toutes les plantes analysées chromosomiquement dans cette descendance $F_1$ de $R_2$, 137 au total, étaient triploïdes ou subtriploïdes ($2n = 47$ à 52) — cf. rapport de la Station d'Amélioration des Plantes de Clermont-Ferrand, 1964-1967 — morphologiquement proches des $F_1$ de $R_1$, mais en général plus fertiles.

Deux nouveaux recroisements avec le Tournesol ont produit des types fertiles, voisins du Tournesol, qui ont été soumis à l'infection par le Mildiou.

## III. — MÉTHODES

### 1. *Méthode d'infection des plantes*

Elle est inspirée de la méthode mise au point en U. R. S. S. par PANTCHENKO et PUSTOVOJT.

Le premier jour, les graines sont plongées dans l'eau pendant 5 heures à la température du laboratoire (de 9 heures à 14 heures), puis mises à germer à l'étuve à 25°C en boîte de Petri, sur papier-filtre humidifié, jusqu'au lendemain matin.

Le premier jour également, vers 16 heures, la terrine de plantules malades constituant la source d'infection est arrosée, puis isolée sous film de polyéthylène. De ce fait, les plantules passent une nuit en atmosphère saturée d'humidité et portent, le lendemain, une production abondante de zoosporanges (fig. 1). Ces plantes sont rincées à l'aide du jet d'un petit pulvérisateur, ce qui entraîne les zoosporanges dans l'eau de rinçage. Le second jour, les graines à éprouver, qui montrent un début de germination, sont plongées dans cette eau pendant 5 heures, puis elles sont remises en boîte de Petri, à la température du laboratoire, jusqu'au lendemain matin. Le troisième jour, la même opération est répétée, mais, en début d'après-midi, les graines sont repiquées en

(1) D'une manière générale, nous appelons $F_x$ de $R_y$ la $x^{me}$ génération après $y$ recroisements.

TABLEAU I

*Évolution des descendances de Topinambour × Tournesol sélectionnées pour la résistance au Mildiou*

| | | |
|---|---|---|
| Année **1962**. | *H. tuberosus* cv D 19.6 × *H. annuus* cv Saratov 169 ($2n = 102$) ($2n = 34$) | $F_1$ ($2n = 68$) |
| Année **1963**. | $F_1$ × *H. annuus* cv Armavir 9 343 ($2n = 68$) ($2n = 34$) | $F_1$ *de* $R_1$ 45 plantes ($2n = \pm 51$) (1 à $2n = 66$) |
| Année **1964**. | $F_1$ de $R_1$ × *H. annuus* cv Armavir 9 345 ($2n = 66$) ($2n = 34$) | $F_1$ *de* $R_2$ ($2n$ entre 48 et 52) 1 plante ($2n = 49$) |
| Année **1965**. | $F_2$ de $R_3$ en fécondation libre (× *H. annuus*?) ($2n = 49$) | $F_1$ *de* $R_3$ ($2n =$ ?) |
| Année **1966**. | $F_1$ de $R_3$ × *H. annuus* (lignée OLEA 7-3) ($2n =$ ?) ($2n = 34$) | $F_1$ *de* $R_4$ 44 plantes dont 15 résistantes ($2n = 35$ ou 36) |
| Année **1967**. | $F_1$ de $R_4$ × $F_1$ de $R_4$ (plantes sœurs) ($2n = 35$ ou 36 (1)) $F_1$ de $R_4$ en fécondation libre | 6e *génération* 10 plantes résistantes 140 plantes résistantes ($2n = 35$ ou 36) |
| Année **1968**. | Descendances de plantes résistantes ($2n = 35$ ou 36) (croisements entre plantes sœurs, recroisement par *H. annuus* ou fécondations libres) | 7e *génération* 76 plantes résistantes { 70 à $2n = 35$ ; 5 à $2n = 36$ ; 1 à $2n = 34$ |

(1) Nous n'avons pas analysé le comportement méiotique de ces plantes à $2n = 36$. D'après l'évolution de leur descendance, nous pensons qu'il s'agit de lignées d'addition double monosomiques ($17_{II} + 2_I$) l'un des chromosomes univalents additionnels n'intervenant pas dans le processus de la résistance.

FIG. 1. — *Aspect des témoins sensibles infectés, au moment de la récolte des zoosporanges destinés à l'épreuve de résistance au Mildiou*

terrines et placées en serre. Deux à trois semaines plus tard, après une nuit en atmosphère saturée d'humidité, sous abri de polyéthylène, les plantules malades couvertes de zoosporanges se distinguent aisément des plantules saines (fig. 2).

Certaines des plantules jugées résistantes ont été mises en pots et maintenues en serre jusqu'à complète reprise ; elles ont ensuite été repiquées en plein champ. Aucune des plantules « non atteintes » n'a manifesté de symptômes de la maladie en cours de végétation.

FIG. 2. — *Épreuve de résistance au Mildiou sur descendances d'hybride*
à gauche : plantules saines
(Topinambour × Tournesol)
à droite : plantules malades

### 2. *Méthode d'observation des chromosomes*

Les techniques utilisées pour les dénombrements somatiques et pour l'analyse des comportements méiotiques ont été décrites antérieurement (CAUDERON, 1965).

## IV. — RÉSULTATS

Au début de l'année 1967, 44 plantes $F_1$ de $R_4$ ont été soumises à l'infection par le Mildiou ; 15 d'entre elles n'ont montré aucun symptôme de la maladie, alors que les mêmes conditions d'infection ont fait apparaître 130 plantules malades, sur 130 éprouvées, dans la variété de Tournesol *Peredovik*.

De ces 15 plantes saines, 12 ont pu être cultivées en 1967, et 11 ont fait l'objet d'une analyse chromosomique : 7 avaient $2n = 35$ et les 4 autres $3n = 36$.

En 1968, nous avons éprouvé les descendances de ces 12 plantes. Les résultats de l'épreuve de résistance au Mildiou sont résumés dans le tableau 2 : nous avons observé 150 plantules non atteintes sur 461, soit environ un tiers, alors que la variété

TABLEAU 2

*Analyse de la résistance au Mildiou dans les descendances d'hybrides Topinambour × Tournesol*
(6e génération)

| Nombre 2*n* de la plante mère | Numéros des plantes mères | Autofécondation | | | Croisement Tournesol × hybride résistant | | | Croisement entre plantes résistantes | | | Fécondation libre | | | Fréquence des plantes non atteintes |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | |
| 35 | 1 | 0 | — | — | — | — | — | — | — | — | > 300 | 167 | 58 | 0,35 |
| | 2 | 0 | — | — | 70 | 11 | 0 | — | — | — | — | — | — | 0 |
| | 3 | 4 | 0 | — | 35 | 5 | 0 | — | — | — | — | — | — | 0 |
| | 4 | 0 | — | — | 7 | 0 | — | — | — | — | > 100 | 53 | 21 | 0,38 |
| | 5 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | > 150 | 49 | 12 | 0,24 |
| | 6 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 13 | 9 | 4 | 0,44 |
| | 7 | 0 | — | — | — | — | — | 67 | 15 | 4 | — | — | — | 0,26 |
| **Total** | | **4** | **0** | **—** | **82** | **16** | **0** | **67** | **15** | **4** | **—** | **278** | **95** | **0,32** |
| 36 | 8 | 3 | — | — | 19 | 3 | 0 | — | — | — | > 100 | 12 | 0 | 0 |
| | 9 | — | — | — | — | — | — | 32 | 17 | 6 | > 200 | 34 | 11 | 0,33 |
| | 10 | 0 | — | — | 24 | 8 | 0 | — | — | — | 35 | — | — | 0 |
| | 11 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 35 | 11 | 7 | 0,63 |
| **Total** | | **3** | — | — | **43** | **11** | **0** | **32** | **17** | **6** | — | **57** | **18** | **0,28** |
| ? | 12 | 16 | 2 | 0 | — | — | — | — | — | — | 6 | 64 | 27 | 0,40 |
| **Total général** | | **23** | **2** | **0** | **125** | **27** | **0** | **99** | **32** | **10** | — | **399** | **140** | 0,32 |

1. Nombre de graines récoltées et mises à germer.
2. Nombre de plantules soumises à l'infection.
3. Nombre de plantules non-atteintes.

de Tournesol *Ienissei*, utilisée comme témoin, avait montré 430 plantes malades sur 430 infectées.

Quatre-vingt-dix-huit des plantules non atteintes ont pu faire l'objet d'un dénombrement chromosomique : nous en avons observé 92 à $2n = 35$, 3 à $2n = 36$, et 3 remaniées ($2n = 35$ ou 36 mais déficientes pour un bras de chromosome) (tabl. 3).

Toutes les plantes jugées résistantes possédaient des chromosomes ou fragments de chromosomes additionnels. Malheureusement, aucune des plantes sensibles n'avait pu faire l'objet d'une analyse cytologique.

TABLEAU 3

*Analyse chromosomique des plantes résistantes du tableau 2*

| Nombre $2n$ des plantes-mères | Numéros des plantes-mères | Effectifs observés pour chacune des catégories de nombre $2n$ | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | $2n = 34$ | $34 + t$ | 35 | $35 + t$ | 36 | Total dénombré |
| 35 | 1 | | | 36 | 1 | 1 | 38 |
| | 4 | | | 15 | | 1 | 16 |
| | 5 | | 1 | 7 | | | 8 |
| Total | | **0** | **1** | **58** | **1** | **2** | **62** |
| | 9 | | | 11 | | 1 | 12 |
| | 11 | | | 5 | 1 | | 6 |
| Total | | **0** | **0** | **16** | **1** | **1** | **18** |
| ? | 12 | | | 18 | | | 18 |
| Total général | | **0** | **1** | **92** | **2** | **3** | **98** |

Compte tenu de ces résultats, et afin de préciser le déterminisme de la résistance, nous avons repris des échantillons dans les descendances des deux plantes à $2n = 35$ qui avaient présenté le plus fort pourcentage de plantes résistantes, et nous en avons fait l'analyse cytologique. Les répartitions des nombres de chromosomes étaient les suivantes :

— descendance de la plante n° 1 : 50 graines semées, 49 plantules obtenues dont 29 à $2n = 34$ (environ 60 p. 100), 18 à $2n = 35$, 1 à $2n = 36$, 1 non dénombrée ;

— descendance de la plante n° 4 : 25 graines semées, 21 plantules obtenues dont 16 à $2n = 34$ (environ 75 p. 100), 4 à $2n = 35$, 1 non dénombrée.

L'analyse des comportements méiotiques révèle la présence de 17 bivalents à la métaphase réductionnelle ($M_1$) chez les plantes à $2n = 34$, de 17 bivalents et un univalant chez les plantes à $2n = 35$ (fig. 3). L'unique plante à $2n = 36$ n'a pu être analysée en méiose, et elle n'a produit aucune graine. Par contre, bon nombre des individus des deux autres catégories de plantes se sont avérés très fertiles en autofécondation ; leurs descendances ont été éprouvées vis-à-vis du Mildiou au début de l'année 1969. Les résultats de ces infections ont été regroupés dans le tableau 4.

Toutes les descendances de plantes à $2n = 34$ étaient sensibles alors que, dans les descendances de plantes à $2n = 35$ (testées ou non l'année précédente) on observe encore des disjonctions pour la résistance.

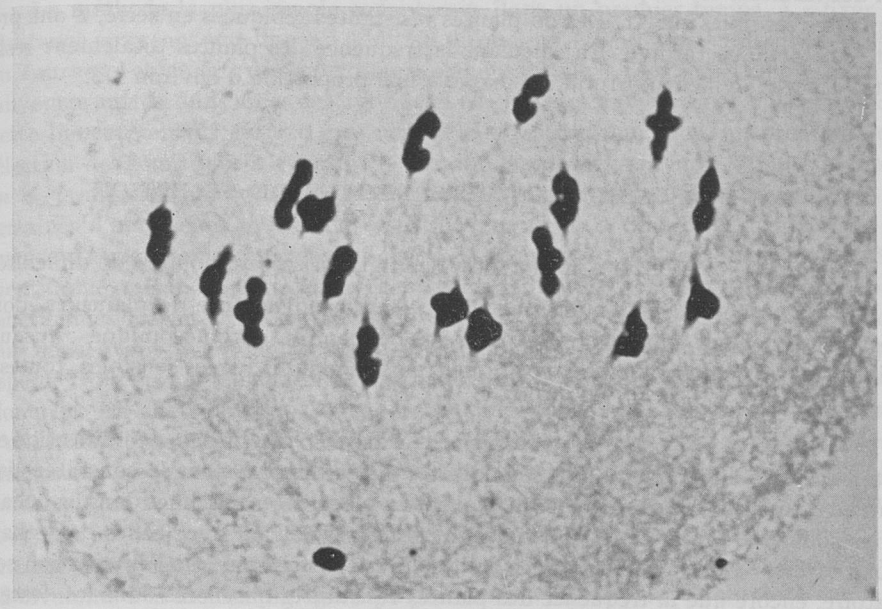


FIG. 3. — *Métaphase réductionnelle d'une plante à $2n = 35$*
(addition monosomique, 17 bivalents + 1 univalent) (× 2000)

Un contrôle cytologique effectué la même année a donné, parmi les plantes résistantes issues de croisements entre plantes résistantes ou de fécondation libre : 70 plantes à $2n = 35$, 5 à $2n = 36$ et 1 à $2n = 34$.

Deux types de descendances issues de cette plante à $2n = 34$ ont été soumis à l'épreuve de résistance au Mildiou au cours de l'hiver 1969-1970.

TABLEAU 4

*Analyse de la résistance au Mildiou* (1968-1969)
(7e génération)

| Nombre de chromosomes des plantes-mères | Mode d'obtention des descendants | Nombre de plantules soumises à l'infection | Nombre de plantules résistantes | Fréquence des plantes résistantes |
|---|---|---|---|---|
| $2n = 34$ | Autofécondation | 111 | 0 | 0 |
| | Fécondation libre | 25 | 0 | 0 |
| $2n = 35$ | Autofécondation | 106 | 37 | 0,35 |
| | Fécondation libre | 542 | 265 | 0,49 |

Dans le matériel issu d'autofécondation, nous avons observé 4 plantes sensibles sur 29 (statistiquement non différent de 1/4).

Dans le matériel issu de recroisement sur Tournesol mâle-stérile, l'interprétation des résultats est un peu plus complexe. Au premier examen, nous avons observé 15 plantes sensibles sur 51. Des 20 plantes résistantes repiquées en serre, 8 ont présenté une attaque tardive. En calculant la fréquence des plantes totalement résistantes à partir de l'effectif total, on arrive à une proportion d'environ 1/2.

## V. — DISCUSSION ET PERSPECTIVES DE SÉLECTION

Au cours de cette étude, nous avons vu surgir un certain nombre de difficultés.

1°. La technique d'infection utilisée élimine un grand nombre de plantules, dont il est pratiquement impossible de connaître le nombre chromosomique : jusqu'à maintenant nous n'avons pu analyser que trois des plantes jugées sensibles, toutes à $2n = 34$.

2°. Le pourcentage de graines non-germées dans les conditions de l'infection est nettement plus élevé que dans les conditions naturelles ; on peut le constater aisément en comparant les proportions de plantules non germées obtenues dans les échantillons soumis à l'épreuve de résistance au Mildiou (tabl. 2) avec celles des échantillons « frères » analysés cytologiquement. Il n'est pas certain que l'élimination soit aléatoire, encore que la fréquence des plantes résistantes observées dans les descendances de plantes résistantes à $2n = 35$ (cf. tabl. 2 et 4) s'ajuste assez bien avec celle des plantes aneuploïdes observées dans les mêmes descendances.

3°. La faible fertilité et le manque de vigueur de certaines des plantes soumises à l'autofécondation nous ont amenés à travailler également à partir de fécondation libre, donc à partir de « génotypes » de Tournesol extrêmement hétérogènes et génétiquement inconnus.

Nous pouvons cependant féjà formuler quelques hypothèses. En effet, un certain nombre de remarques s'imposent :

1. En sélectionnant pour la résistance au Mildiou, on retient généralement uniquement des plantes aneuploïdes, avec, le plus souvent, $2n = 35$ (17 bivalents + 1 univalent), qui sont toujours en disjonction pour la résistance.

2. Les descendances de plantes à $2n = 34$ isolées à partir de ces dernières sont toutes sensibles, quelle que soit leur origine génétique à l'exception de l'une d'elles, sur laquelle nous reviendrons.

Étant donné qu'un seul chromosome additionnel issu du Topinambour est nécessaire et suffisant pour conférer la résistance au Mildiou à un Tournesol quel qu'en soit le génotype, nous pouvons admettre que celle-ci est contrôlée par un gène (ou système génique) dominant (épistatique) localisé sur le chromosome en question. D'après les hypothèses que nous avions proposées (CAUDERON, 1965), ce chromosome doit appartenir à l'un des deux génomes $A_{t1}$ ou $A_{t2}$. L'examen de la méiose des plantes à $2n = 35$ révèle en effet la présence constante de 17 bivalents + 1 univalent, à la métaphase réductionnelle. Par conséquent, on ne peut guère espérer introduire la

résistance du Topinambour dans le génotype du Tournesol par les processus normaux de recombinaison génétique.

Comment envisager alors l'utilisation d'un tel type de résistance dans un programme de sélection ?

La méthode la plus simple consisterait, dans un premier temps, à « fixer » la résistance en créant une lignée d'addition disomique ($2n = 36$, dont le stock diploïde du Tournesol et la paire de chromosomes responsable de la résistance) tel que cela a été fait, entre autres, dans le cas des hybrides *Triticum* × *Agropyron* ou *Triticum* × *Secale*. Cette lignée pourrait ensuite être utilisée comme géniteur dans un programme de sélection de Tournesols « hybrides ». Ceci implique, bien entendu, que les plantes à $2n = 35$ aient des performances agronomiques satisfaisantes. Nous savons déjà que certaines d'entre elles sont d'une fertilité équivalente à celle du Tournesol. La fréquence d'apparition des types d'addition disomiques est malheureusement extrêmement faible, même à partir d'autofécondation, les grains de pollen euploïdes ($n = 17$) fonctionnant préférentiellement. Et surtout, les rares plantes d'addition disomiques que nous avons pu obtenir jusqu'à maintenant, se sont avérées stériles. On peut espérer trouver des génotypes de Tournesol s'accommodant mieux de la paire additionnelle. En effet, dans une autre descendance, nous avons pu isoler trois plantes d'addition disomiques pour un autre chromosome que celui qui porte les gènes de résistance ; ces plantes sont parfaitement viables et fertiles, ce qui prouve, bien entendu, que l'effet de ce chromosome est peu délétère. Mais, ce que nous voulons souligner ici, c'est que nous avons observé d'importantes différences de vigueur et de fertilité entre ces trois plantes. Ces différences, entre individus qui formaient tous 18 bivalents à la méiose (fig. 4) et qui portaient la même paire de chromosomes additionnels, sont nécessairement un effet du « génotype » qui a servi d'accepteur.

FIG. 4. — *Métaphase réductionnelle d'une plante à $2n = 36$* (addition disomique, 18 bivalents) (× 2 000)

A partir de lignées aneuploïdes ($2n = 35$ ou 36), on peut également envisager de transférer les gènes responsables de la résistance sur l'un des chromosomes du Tournesol au moyen d'une translocation. Une méthode, relativement simple, a permis à SEARS (1958) d'introduire ainsi chez le Blé, la résistance à la Rouille brune d'*Aegilops umbellulata*, et d'obtenir un matériel plus stable, plus fertile et plus facile à utiliser qu'une lignée d'addition.

Pour le moment, nous poursuivons la sélection dans les descendances des plantes aneuploïdes, mais celle de la plante diploïde résistante signalée précédemment nous offrira sans doute de meilleures perspectives. La présence d'une plante à $2n = 34$ résistante n'infirme pas notre hypothèse concernant la localisation des gènes de résistance au Mildiou. L'ensemble de nos résultats confirme bien le caractère exceptionnel de cet individu dont nous n'avons malheureusement pas pu analyser le comportement méiotique, et dont nous ne pouvons pas préciser encore la structure génomique par rapport à celle du Tournesol. Une translocation ou une substitution naturelle a dû se produire. La haute fertilité de ce matériel en autofécondation nous donne l'espoir d'obtenir une lignée fixée pour la résistance, qui devrait être plus commode à introduire dans le cycle classique de la sélection du Tournesol.

*Reçu pour publication en mars 1970.*

## REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier M. PIERRE, du C. E. T. I. O. M., qui nous a fourni à l'automne 1968 une source d'infection pour les épreuves de résistance, ainsi que M. le Professeur HAMANT, de l'E. N. S. A. de Toulouse, qui nous a rendu le même service à l'automne 1969.

## SUMMARY

### SELECTION FOR RESISTANCE TO SUNFLOWER MILDEW BY MEANS OF JERUSALEM ARTICHOKE × SUNFLOWER HYBRIDS

After selection from the descendants of an hybrid, Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*, $2n = 102$) × sunflower (*H. annuus*, $2n = 34$) for resistance to mildew coming from the Jerusalem artichoke, resistant aneuploid plants ($2n = 35$) were obtained. It was possible to demonstrate that the resistance was controlled by a gene or gene system carried by the additional chromosome. This chromosome is not associated with those of the sunflower and must thus belong to one of the two genomes $A_{t_1}$ or $A_{t_2}$ of the Jerusalem artichoke.

During the selection process a diploid resistant plant ($2n = 34$) was obtained, but its origin has not yet been identified (translocation or substitution ?).

The possibilities of using these plants are discussed.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CAUDERON Y., 1965. Analyse cytogénétique d'hybrides entre *Helianthus tuberosus* et *H. annuus*. Conséquences en matière de sélection. *Ann. Amélior. Plantes*, **15**, 243-261.

HAMANT Cl., 1967. *Mildiou du Tournesol*. Expérimentation nov. 1966 à juin 1967. E. N. S. A. Toulouse.

LOUVET J., KERMOAL J. P., 1966. Le Mildiou menace-t-il la culture du Tournesol en France ? *C. R. Acad. Agric.*, **52**, 896-902.

PANTCHENKO, 1965. Rapid methods of estimation of susceptibility to *Plasmopara helianthi*. *Selektsia i vemenovodstvo*, **2**, 52-54 (en russe).

PIERRE, FERRIF *et al.*, 1969. Travaux réalisés en 1968 sur le Mildiou du Tournesol. *Inf. Techn. C. E. T. I. O. M.*, **15**, 8-16.

PUSTOVOJT U. S., 1960. Methods of producing varieties immune to the main diseases and pests (en russe) (*Rep. agric. Sci.*, **10**, 26-38) in *Plant. Breed. Abst.*, **31**, 5256.

PUSTOVOJT G. T., 1966. Interspecies hybridization as a method of sunflower selection on group immunity. *Genetika*, **2**, I, 59-69 (russe-anglais).

VENCLAVOVIC F. S., NOVOTEL'NOVA, 1963. Infection of species and interspecific hybrids of the genus *Helianthus* by downy mildew of cultivated sunflowers in the conditions of the Krasnodar region) en russe). *Trud. priklad. Bot. Genet. Selekc*, **35**, 120-127 (In *Plant Breed. Abst.*, **34**, 4582).

Station d'Amélioration des Plantes de Clermont-Ferrand. *Rapport d'activité pour la péride* 1964-1965.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (3), 375-378.

NOTE TECHNIQUE

# MISE AU POINT D'UNE MÉTHODE DE DÉNOMBREMENT DES CHROMOSOMES CHEZ LE MELON (*CUCUMIS MELO* L.)

R. DUMAS de VAULX

*Station d'Amélioration des Plantes maraîchères,*
*Centre de Recherches d'Avignon, 84 - Montfavet*
*Institut national de la Recherche agronomique*

## INTRODUCTION

Les chromosomes des Cucurbitacées sont difficiles à observer avec les méthodes classiques. Il existe peu de références sur les techniques applicables au melon. Une méthode de coloration des cellules-mères des grains de pollen a été décrite par WHITAKER (1950-1954) : elle utilise le carmin acétique après une très longue fixation dans l'alcool en présence de fer. Mais les résultats sont irréguliers et la coloration du cytoplasme gêne souvent les dénombrements.

L'objectif de notre travail était la mise au point d'une méthode simple et rapide applicable à un matériel commode, tel que les extrémités de racines : différentes techniques ont été essayées, et seul le carmin acétique après une longue fixation en milieu ferrique (méthode de WHITAKER) a donné d'assez bonnes colorations ; mais la difficulté d'écrasement rend difficile le comptage des chromosomes. Parmi les différentes substances de macération essayées, seule la pectinase a permis des étalements en couche monocellulaire.

Différentes autres méthodes de coloration furent essayées à nouveau, avec des passages dans de la pectinase pour aider à la pénétration des colorants. Ainsi, de bons résultats furent obtenus avec la méthode de Feulgen en intercalant pendant la fixation un court séjour dans la pectinase.

Cette note décrit la méthode qui donne les résultats les plus intéressants.

## MÉTHODE PRÉCONISÉE

### *Prétraitement*

Après leur prélèvement, les extrémités des racines sont placées dans une solution aqueuse saturée à froid (2 à 3° C) d'α-bromonaphtalène, soit pendant 1 h 30 à la température du laboratoire, soit pendant une 1/2 heure à la température du laboratoire et 4 heures à environ 3° C.

Ce traitement provoque une contraction des chromosomes et désorganise le fuseau, ce qui facilite le comptage.

*Fixation*

Après rinçage, les racines sont placées dans le fixateur alcool acétique 3-1 à 3-4° C pendant 15 à 20 heures.

*Macération*

Les racines sont ensuite rincées très soigneusement à l'eau pendant une heure environ pour enlever toute trace d'alcool. La présence d'alcool inactive en effet la pectinase.

Les racines sont alors plongées dans une solution de pectinase. Les meilleurs résultats sont obtenus avec un passage de 3 heures à 25°C dans une solution à 1 p. 100 de Rapidase C(1) en milieu chlorhydrique (pH 3-4).

*Fixation*

Il est procédé à une nouvelle fixation dans l'alcool acétique pendant quelques heures (au moins 2 à 3 heures). Cette opération permet d'améliorer la qualité de la coloration finale.

*Coloration*

Après le rinçage à l'eau des racines, a lieu l'hydrolyse dans HCl normal pendant 12 à 15 minutes à 60°C. Ensuite, les racines sont placées dans le réactif de Schiff et laissées jusqu'à bonne coloration des extrémités (3 heures environ).

Il ne reste plus alors qu'à réaliser l'écrasement et le montage.

## CONCLUSION

La pectinase, en agissant sur les membranes pectocellulosiques, facilite surtout l'écrasement. Cependant, les pectinases, d'origine fongique, contiennent sans doute des petites quantités d'autres enzymes, notamment des enzymes protéolytiques. Cette fraction d'enzymes agirait sur le cytoplasme et faciliterait ainsi la pénétration des colorants.

Lors de coupes (épaisseur 10 µ) dans de jeunes fleurs de melon, nous n'avons obtenu aucune coloration des noyaux avec le réactif de Schiff après hydrolyse. Ceci montre le rôle propre du cytoplasme dans la pénétration des colorants.

Les chromosomes semblent de taille assez voisine. Le centromère a été difficilement observé. Une paire de chromosomes possède des satellites. A l'interphase, le noyau présente de nombreux prochromosomes.

La méthode décrite, relativement simple, permet de faire des comptages dès le stade plantule sur les méristèmes radiculaires.

*Reçu pour publication en mai 1970.*

## SUMMARY

ELABORATION OF A COUTING METHOD FOR CHROMOSOMES OF MUSKMELON (*CUCUMUS MELO L*)

A simple root-tip smear method for the study of chromosomes of muskmelon (*Cucumis melo* L.) is described. An aqueous solution of pectinase is used to make the squash easier and to allow the staining of the chromosomes by the Feulgen method.

(1) Société Rapidase, Seclin (Nord).

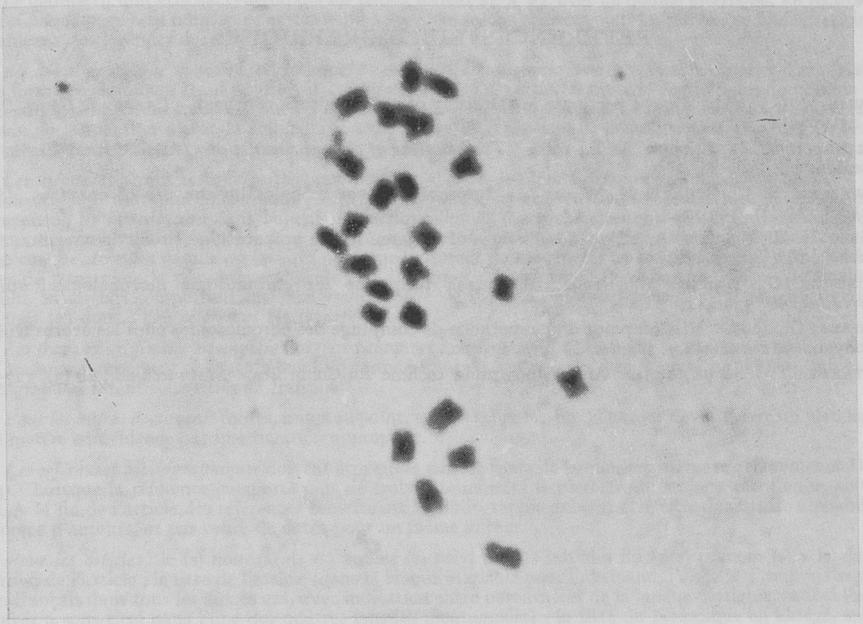


FIG. 1. — *Plaque métaphasique d'un diploïde* ($2n = 24$)
En haut à gauche : un chromosome avec satellites (× 3 500)

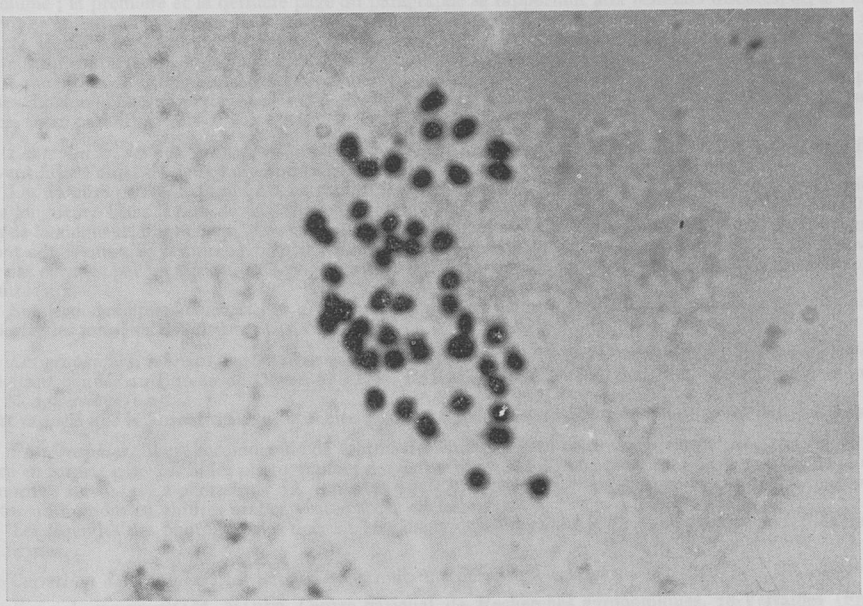


FIG. 2. — *Plaque métaphasique d'un tétraploïde* ($4n = 48$) (× 3 500)

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BHOWAL J. G., 1963. Use of pectinase in the study of pollen mitosis of wheat. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **5**, 258-269.

DARLINGTON C. D., LACOUR L. F., 1962. *The handling of chromosomes*, 1-263. Allen G. and Unwin Ltd, London.

ENSWELLER S. L., STUART N. W., 1944. Improving smear technics by the use of enzymes. *Stain technol.*, **19** (3), 109-114.

MCKAY H. H., CLARKE A. E., 1946. The use of enzymes in the preparation of root tip smears. *Stain technol.*, **21** (3), 111-114.

OSTERGREN G., HENEEN W., 1962. A squash technique for chromosome morphological studies. *Hereditas*, **48**, 332-341.

SALESSES G., 1967. Mise au point d'une méthode de comptage des chromosomes chez les arbres fruitiers à noyau. *Ann. Amélior. plantes*, **17** (2), 207-210.

WHITAKER T. W. *et al.*, 1954. An acetocarmine technic for Cucurbita. *Stain technol.*, **29** (3), 127-130.

# RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 27, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

*Au début de chaque mémoire,* on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

*Les mémoires* seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé :* (150 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats,* à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion ;* f) *résumé* anglais ou destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds les dons... ; h) *références bibliographiques.*

*Les travaux originaux en anglais* doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très *complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

*Pour les autres documents* (notes, mises au point, revues rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

*Les références bibliographiques* doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

*Pour les articles :* le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatres langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals,* ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.;* le volume ; la première et la dernière page de l'article.

*Pour les ouvrages :* le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

*Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies,* doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée et porter les numéros des figures.

*Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils* seront envoyés *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.
Il est rappelé que le format utile des Annales est : 19 × 12,5 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

*Photographies :* Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

*Correction des épreuves :* les auteurs recevront une épreuve à corriger.

*Envoi du manuscrit :* M. MAYER, Centre national de Recherches agronomiques, 78-Versailles (France). On demande deux exemplaires.

AMÉLIORATION DES PLANTES.

*Le Directeur de la publication:* M.-L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 10-1970

*Dépôt légal: 4e trimestre 1970. N° d'impression: 1183.*

# ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

VOLUME 20 1970 NUMÉRO 4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, PARIS-7e

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (4), 383-388.

# SUR LE PHÉNOMÈNE DE CYTOMIXIE CHEZ DES HYBRIDES TRIPLOÏDES DE PRUNIER. CONSÉQUENCES GÉNÉTIQUES POSSIBLES

G. SALESSES

avec la collaboration technique de A. BONNET

*Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,*
*Centre de Recherches de Bordeaux, 33 - Pont-de-la-Maye*
*Institut national de la Recherche agronomique*

## RÉSUMÉ

L'existence de connexions cytoplasmiques entre cellules mères de grains de pollen, ainsi que les phénomènes de cytomixie chez certains hybrides interspécifiques triploïdes de Prunier, sont décrits. La réalité et les conséquences génétiques de ces phénomènes font l'objet d'une discussion.

## INTRODUCTION

L'existence de connexions intercellulaires est signalée aussi bien dans le règne végétal que dans le règne animal. Ces observations pour certains auteurs étayent l'hypothèse de l'existence d'un système établissant des conditions aptes à la synchronisation des divisions cellulaires.

Dès 1908, GATES mentionne la présence de connexions cytoplasmiques chez *Œnothera*, entre cellules mères de grains de pollen et pense que celles-ci peuvent constituer une voie d'échange de matériel nucléaire entre plusieurs cellules mères adjacentes ; il dénomme ce phénomène « cytomixie ».

De tels phénomènes sont décrits ensuite par SARVELLA (1959), TAKATAS (1959), KAMRA (1960), KAMMACHER (1965), BANDHARI *et al.* (1969), pour ne citer que quelques travaux. Une étude en microscopie électronique est réalisée sur *Scilla nonscripta* et *Allium Cepa* par RISUENO et ses collaborateurs en 1969. Enfin, en ce qui concerne les arbres fruitiers, WHELAN et HORNBY, la même année, observent sur *Prunus avium* des phénomènes de cytomixie entre cellules mères de grains de pollen mais les considèrent comme un artefact.

L'objet du présent mémoire est de faire état de l'existence de tels phénomènes chez les hybrides triploïdes de Prunier et d'en discuter les conséquences génétiques possibles.

## I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

### a — *Matériel*

Quatre hybrides triploïdes ont été étudiés :

— Un hybride naturel, Sp 111, présumé issu du croisement entre les espèces *Prunus spinosa* ($2n = 32$) et *Prunus cerasifera* ($2n = 16$).

— L'aspect morphologique de cet hybride d'une part, l'identité entre son comportement méiotique et celui de l'hybride artificiel *P. cerasifera* 16-5 × *P. spinosa* 24 (deuxième individu étudié), d'autre part, semble confirmer cette hypothèse.

— Les deux autres individus sont des hybrides $F_1$ artificiels, entre un prunier japonais (*P. salicina*), diploïde ($2n = 16$), variété *Shiro* clone 460, et *P. spinosa*, souche Sp 106. Leur aspect phénotypique est différent de celui des deux premiers hybrides.

Le comportement méiotique assez comparable de ces quatre hybrides montre, en particulier du fait de la fréquence non négligeable de trivalents (14 à 26 p. 100 des chromosomes), qu'une certaine homologie existe entre les génomes de *P. spinosa* d'une part, de *P. cerasifera* et du prunier japonais étudié (hybride à base de *P. salicina*) d'autre part.

Ces hybrides sont caractérisés par une fertilité mâle faible (10 p. 100 environ de grains de pollen bien constitués à l'anthèse) et une fertilité femelle très faible (0,05 p. 100).

### b — *Méthodes*

La technique d'observation des méioses, dans les cellules mères de grains de pollen, basée sur une coloration prolongée dans le carmin acétique après une double fixation à froid d'abord, puis à chaud, dans le mélange de Carnoy (6 : 3 : 1), a déjà été décrite par ailleurs (SALESSE, 1970).

La fertilité mâle est estimée par étude de la constitution du pollen prélevé au moment de l'anthèse et coloré dans le carmin acétique.

La fertilité femelle est appréciée par observation du taux de nouaison en fécondation libre.

## II. — OBSERVATION DES PHÉNOMÈNES DE CYTOMIXIE

Des connexions intercellulaires, accompagnées assez souvent de passages de chromosomes, ont été observées fréquemment au cours de l'examen de cellules mères de grains de pollen, d'une part chez l'hybride naturel Sp 111 d'autre part chez les deux hybrides $F_1$ (Prunier japonais 460 × *P. spinosa* 106). De nombreux cas sont notés pour une même anthère.

Par contre, chez l'hybride artificiel (P. 16-5 × P. 24), une observation unique de connexion a été réalisée en prophase pour un grand nombre d'anthères étudiées.

Ces phénomènes de connexions avec ou sans échange de matériel chromosomique, sont observés en prophase, métaphase I et métaphase II (Planche I). La cytomixie se produit plus fréquemment en métaphase I.

Nous avons remarqué par ailleurs, chez ces mêmes hybrides triploïdes, à plusieurs reprises, la présence de cellules mères intactes, vides de tout chromosome (Planche II (*a*)),voisinant avec des cellules contenant deux stocks formant assez souvent deux plaques métaphasiques distinctes.

## III. — DISCUSSION

Deux questions, essentiellement, peuvent prêter à discussion :

- Comment comprendre la réalité des phénomènes de cytomixie ; quelle est leur signification ?
- Quelles peuvent être les conséquences génétiques du phénomène ?

### 1. *Réalité et signification des phénomènes de cytomixie chez les hybrides triploïdes*

Il est à souligner avant tout que nous n'avons jamais mis en évidence chez les espèces de pruniers diploïdes, tétraploïdes et hexaploïdes étudiés par ailleurs (SALESSES, 1970), l'existence de phénomènes de connexions intercellulaires. En outre, le nombre de cas observés chez les hybrides triploïdes a été sous-estimé : en effet, aucun soin spécial, mis à part dans le cas de (P. 16-5 × P. 24), n'a été pris pour éviter de détériorer les connexions, le but de nos études étant une analyse cytogénétique de ces hybrides.

Nous pouvons donc penser que les phénomènes de connexions et de cytomixie existent avec une fréquence non négligeable, seulement chez nos hybrides interspécifiques, plus particulièrement chez les triploïdes.

Selon HESLOP-HARRISON (1966), les cellules mères très jeunes, issues de l'archesporium, enfermées dans leur paroi cellulosique, communiquent par de très fins plasmodesmes (70 Angstrœms environ) ne pouvant constituer une voie de passage pour quelque organite cellulaire que ce soit. Tandis que, dès le stade leptotène, de nouvelles parois se forment par dépôt de callose, la continuité cytoplasmique entre cellules mères s'accroît par l'apparition de canaux secondaires moins nombreux mais plus larges (diamètre de l'ordre de 1,5 microns).

Ces canaux qui subsistent jusqu'à la fin de la prophase, peuvent constituer une voie importante de passage.

On pourrait donc admettre que la synthèse des enveloppes de callose est moins rapide ou moins complète chez certains pruniers hybrides interspécifiques triploïdes et ainsi comprendre la persistance de canaux jusqu'en métaphase II dans ce matériel. De plus, on peut penser que leur diamètre est important encore au stade métaphase I, stade au cours duquel nous avons observé, avec la plus grande fréquence, ce phénomène de cytomixie qui peut même concerner la totalité du stock d'une cellule mère.

### 2. *Conséquences génétiques*

• Il était logique de penser que ces phénomènes de cytomixie pouvaient conduire à la formation de cellules mères aberrantes.

Chez les trois hybrides présentant fréquemment des connexions avec migrations chromosomiques, nous avons observé des cellules mères isolées, au stade méta-anaphase I ou télophase I, contenant un stock aneuploïde ($2n$ = 12, 23, 26, 27 et 40 chromosomes au lieu de $2n$ = 24). Par contre, chez l'hybride (P. 16-5 × P. 24) nous n'avons jamais observé semblable variation. Un rapprochement s'impose dès lors, entre la réalité des phénomènes de cytomixie et les faits de mixoploïdie chez ces hybrides triploïdes ; cependant dans l'état actuel de nos travaux, la portée de ces faits reste difficile à établir.

Ces cellules mères aneuploïdes, aberrantes, pourraient donner naissance à des gamètes puis à des zygotes viables : la cytomixie devrait alors être considérée comme un facteur non négligeable dans l'évolution spontanée du caryotype chez les *Prunus*.

• Parmi ces faits de mixoploïdie, un cas mérite plus d'attention : celui des cellules mères contenant deux stocks ($2n$ = 48) et pouvant théoriquement, conduire à la formation de gamètes mâles non réduits ($n$ = 24). Un examen du pollen chez ces

hybrides triploïdes révèle la présence de grains, beaucoup plus volumineux que la moyenne (Planche II (*f*)), pouvant être considérés comme des gamétophytes polyploïdes.

Les observations (Planche II (*a*)) réalisées dans le cadre de ce travail, nous conduisent à admettre que certains, au moins, de ces gamétophytes, résultent de cas de cytomixie totale.

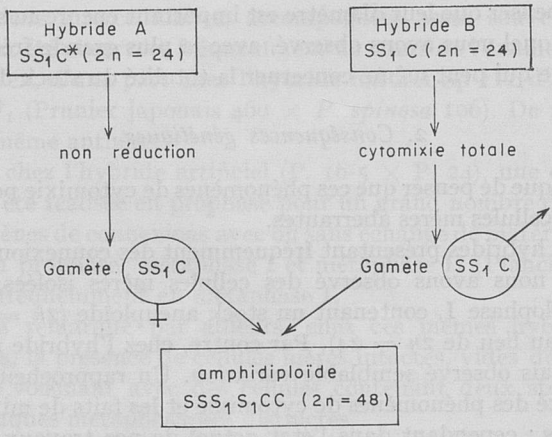
Selon DARLINGTON (1930) les gamètes non réduits chez les *Prunus* sont consécutifs à des irrégularités de méiose : suppression de la première ou de la deuxième division, division de cellules mères binucléées souvent en liaison avec la stérilité mâle, double division des chromosomes non associés.

La cytomixie totale semble donc pouvoir être considérée comme un processus dont les conséquences sur la formation de gamètes non réduits n'ont pas encore été signalées.

• Ce phénomène a-t-il pu jouer un rôle dans la genèse des espèces hexaploïdes ($2n = 48$) comme *P. domestica* ou *P. insititia* ?

Selon CRANE et LAWRENCE (1930), *P. domestica* serait un amphidiploïde entre les espèces *spinosa* ($2n = 32$) et *cerasifera* ($2n = 16$) ; l'hypothèse la plus souvent avancée pour sa création est la conjugaison de deux gamètes non réduits de ces espèces. L'union de tels gamètes produits par deux hybrides (*spinosa* × *cerasifera*) triploïdes paraît cependant tout aussi probable. En effet, d'une part les gamètes non réduits sont le plus souvent consécutifs à des irrégularités de méiose, — fréquentes chez les hybrides triploïdes —, d'autre part de tels gamètes mâles peuvent aussi être produits par suite de cytomixie totale chez ces mêmes hybrides.

Ce phénomène de cytomixie a donc pu participer à la formation des pruniers hexaploïdes selon le schéma suivant :




(*) Selon le schéma génomique : *P. spinosa* : $SSS_1S_1$ ; *P. cerasifera* : CC (SALESSES, 1970).

## CONCLUSIONS

Parmi les espèces et les hybrides étudiés chez les Pruniers, le phénomène de cytomixie a été observé seulement chez certains hybrides triploïdes.

La particularité de ce matériel est de présenter, avec une fréquence non négli-

geable, le phénomène de cytomixie totale, pouvant conduire à la formation de gamètes non réduits.

Il est difficile d'établir la participation exacte du phénomène dans la genèse des pruniers hexaploïdes, mais par la production de cellules mères aneuploïdes, puis de gamétophytes et de zygotes viables, la cytomixie peut constituer un facteur d'évolution spontané du caryotype chez les *Prunus*.

*Reçu pour publication en juillet 1970.*

## SUMMARY


### CYTOMICTIC PHENOMENON IN THE TRIPLOID HYBRIDS OF *PRUNUS* CONSEQUENT GENETIC POSSIBILITIES

Since the definition of the phenomenon of cytomixis, given by GATES (1908) numerous works, done with the help of light microscope as well as electron microscope, have been reported. Out of the four triploids studied (*i. e.* one natural hybrid, one artificial hybrid of *spinosa* × *cerasifera* and two hybrids between the japanese plum and *spinosa*) three show, with a not insignificant frequency, the phenomenon of cytomixis (plate 1). This phenomenon may be complete thus giving birth to mother cells with double chromosomic stock.

Cytomixis could not be observed on other plant material, species or hybrids.

The persistance of canals permitting transfer of chromosomes, in these hybrids, can be explained in light of data of HESLOP-HARRISON (1966), by a less rapid or less complete deposit of callose, around the mother cells.

These phenomena of cytomixis can have genetically important results : by the production of aneuploid mother cells (plate 2) and non reduced gametes, we can see a factor of spontaneous variation of karyotype in the *Prunus*.

Furthermore, because of the production of non reduced gametes, the total cytomixis could participate in the genesis of hexaploid plums by direct hybridization between two triploid hybrids.


## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BANDHARI N. N. *et al.*, 1969. Some observations of the cytology and cytomixis in *Canavalia* D. C. *Cytologia*, **34** (1), 22-28.

CRANE M. B., LAWRENCE W. J. C., 1930. Studies in sterility. *Proc. 9th intern. hort. Congr.* London, pp. 100-116.

DARLINGTON C. D., 1930. Studies in *Prunus*, III. *J. Genet.*, **22**, 65-93.

GATES R. R., 1907. A study of reduction in *Oenothera rubrinervis*. *Botan. Gaz.*, **46**, 1-34.

HESLOP-HARRISON J., 1966. Continuités cytoplasmiques au cours de la formation des spores chez les plantes à fleurs. *Endeavour.*, **25** (95), 65-72.

KAMRA O. P., 1960. Chromatin extrusion and cytomixis in pollen mother cells of *Hordeum*. *Hereditas*, **46**, 592-600.

KAMMACHER P., 1965. *Étude des relations génétiques et caryologiques entre génomes voisins du genre* Gossypium. Thèse Doct. Fac. Sci. Paris (Orsay), 1965, 133 p. Th. 900.

RISUEÑO M. C. *et al.*, 1969. Connexions between meiocytes in plants. *Cytologia*, **34** (2), 262-272.

RYBINE V. A., 1936. Hybrides entre *Prunus spinosa* et *myrobolan* et problème de l'origine des prunes cultivées. *Bull. appl. Bot. Gent. and Plant. Breed.* Série II, **10**. *Genetics Plant Breeding and Cytology.*

SALESSES G., 1970. Études cytologiques chez les *Prunus*. I. Espèces de la section *Euprunus*. *Ann. Amélior. Plantes*, **20**, 4, 469-483.

SARVELLA P., 1958. Cytomixis and loss of chromosomes in meiotic and somatic cells of *Gossypium*. *Cytologia*, **23**, 14-24.

TAKATAS, 1959. Chromatin extrusion and DNA transfer during microsporogenesis. *Chromosoma*, **10**, 430-453.

WHELAN E. O. P., HORNBY C. A., 1969. Meiotic synchrony, cytoplasmic continuity and cytomictic phenomena during microsporogenesis of *Prunus avium*. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **11** (3), 668-672.

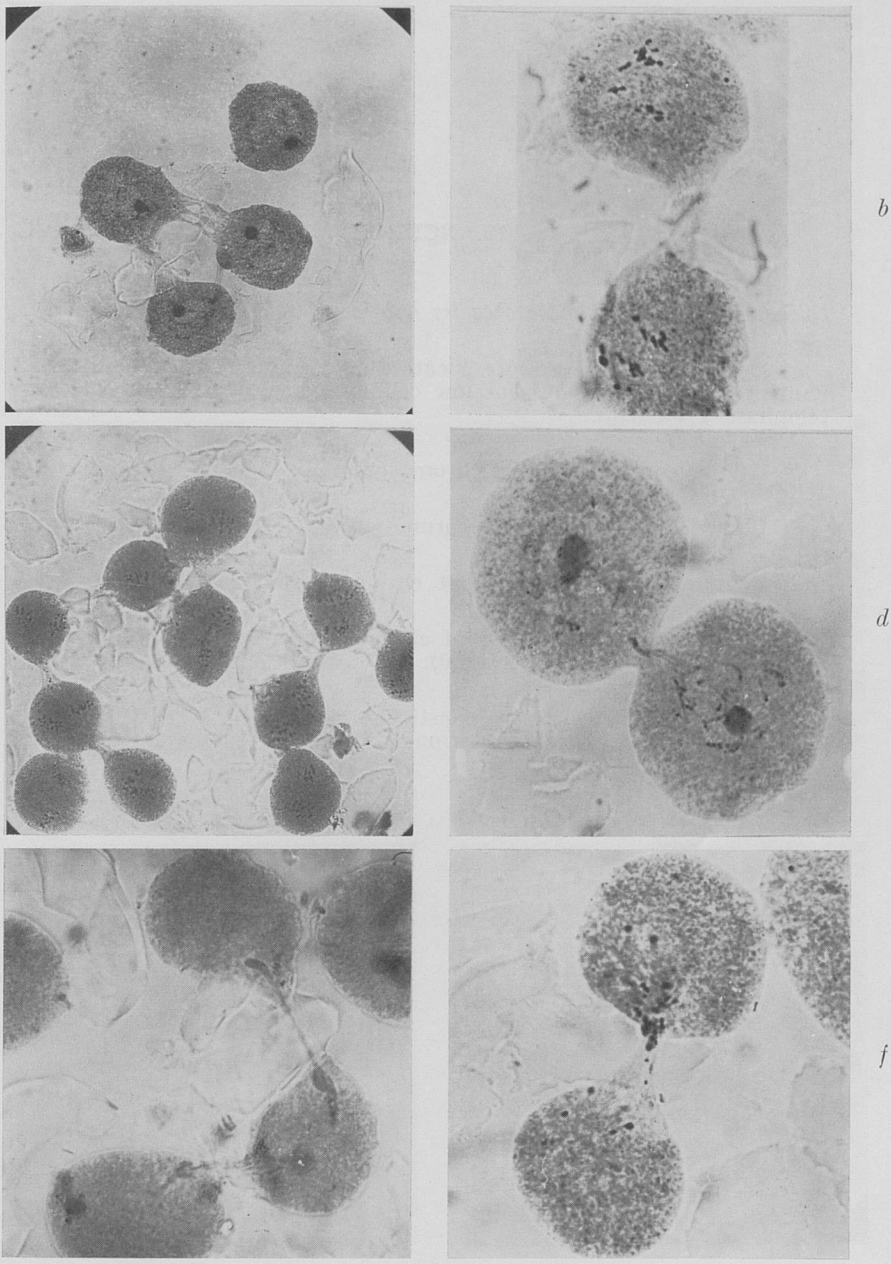
## PLANCHE I

*Connexions inter-cellulaires chez Sp. 111*

*a*) en prophase I (× 325)
*b*) en métaphase I (× 625)
*c*) en métaphase II (× 325).

*Cytomixie*

*d*) en prophase I chez Sp. 111 (× 625)
*e*) en prophase I chez (460 × 106) (× 1 000)
*f*) en métaphase I chez Sp. 111 (× 625).



*a* *b*

*c* *d*

*e* *f*

G. SALESSES

## PLANCHE II

*Phénomènes de mixoploïdie chez les hybrides Sp. 111 et (460 × 106).*

*a*) Deux cellules mères côte à côte dont l'une contient deux stocks, l'autre étant vide. Au-dessous une cellule normale (2 n = 24) en anatélophase I (× 625).

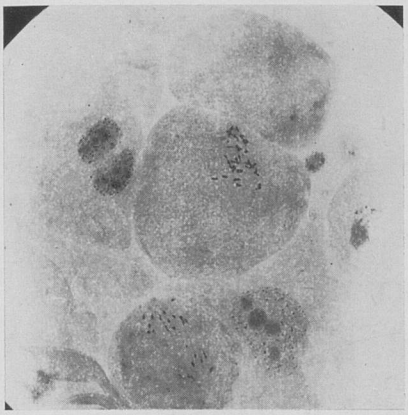
*b*) Cellule contenant deux chromosomes (× 625).

*c*) Cellule contenant douze chromosomes (× 1000).

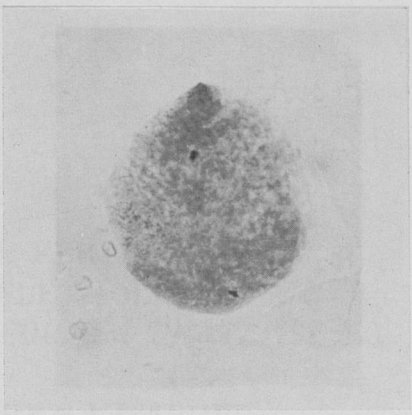
*d*) Cellule contenant vingt-sept chromosomes (× 1250).

*e*) Cellule contenant vingt-sept chromosomes bien individualisés et plusieurs autres groupés (× 1250).

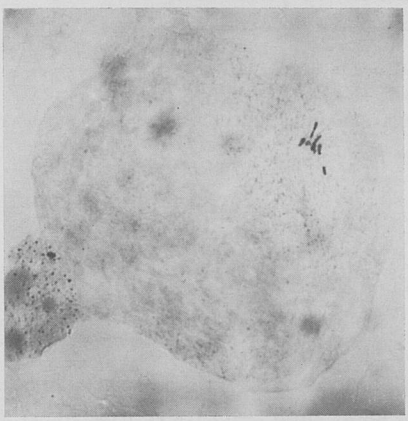
*f*) Grains de pollen bien constitués de tailles très différentes, parmi de nombreux grains anormaux (× 125).



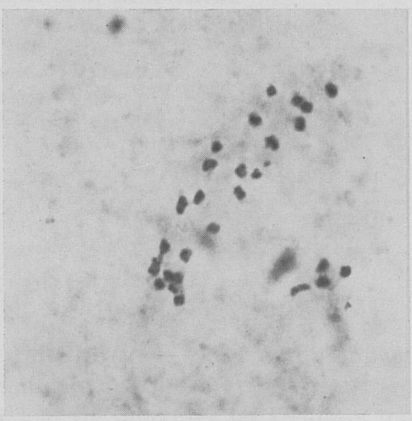
*a*



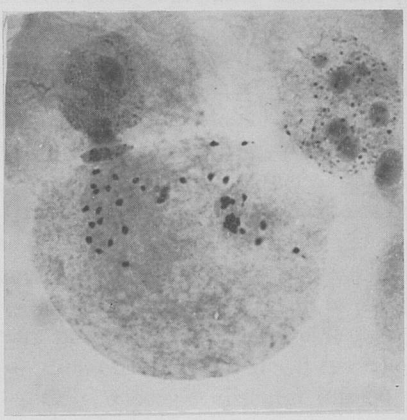
*b*



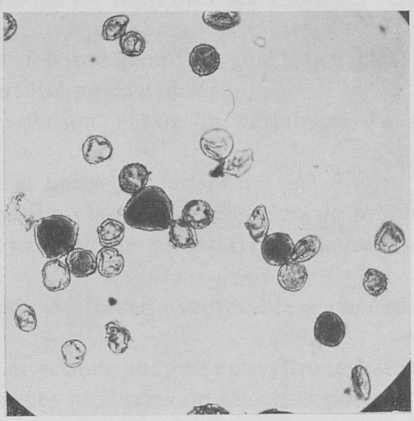
*c*



*d*



*e*



*f*

G. SALESSES

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (4), 389.

# LE MANQUE DE FERTILITÉ CHEZ LE TRÈFLE VIOLET AUTOTÉTRAPLOÏDE (*TRIFOLIUM PRATENSE* L.)

J. PICARD, D. MAIZONNIER et J. BERTHAUT
avec la collaboration technique de R. PELLETIER et Nicole BERTHAUT

*Station d'Amélioration des Plantes,*
*Centre de Recherches de Dijon*
*Institut national de la Recherche agronomique*

## PRÉSENTATION DU SUJET

L'analyse des causes du manque de fertilité du trèfle violet autotétraploïde a été partiellement conduite dans la note préliminaire de PICARD et BERTHAUT (1965). Dans cette série d'articles, nous nous proposons de rapporter les résultats relatifs à l'étude de :

1° certains aspects héréditaires de la fertilité (contrôle génétique, effets de l'hybridation, conséquences de la liaison fertilité-autofertilité) ;

2° l'aneuploïdie, sous l'aspect de l'évolution et de la variabilité du phénomène ;

3° la part prise par l'aneuploïdie dans la baisse de fertilité.

Une conclusion à l'ensemble de ce travail, dans laquelle les éléments du problème du manque de fertilité du trèfle violet autotétraploïde seront repris, devrait nous permettre :

— d'estimer la fraction de la diminution de fertilité imputable à chacun des facteurs partiellement responsable ;

— de mettre en évidence d'éventuelles directions pour de nouvelles recherches ;

— de proposer et discuter une ou plusieurs méthodes de sélection pour la fertilité.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (4), 391-406.

# LE MANQUE DE FERTILITÉ CHEZ LE TRÈFLE VIOLET AUTOTÉTRAPLOÏDE (*TRIFOLIUM PRATENSE* L.)

## I. — Étude de quelques aspects héréditaires

J. PICARD, D. MAIZONNIER et J. BERTHAUT
avec la collaboration technique de R. Pelletier et Nicole Berthaut

*Station d'Amélioration des Plantes,*
*Centre de Recherches de Dijon*
*Institut national de la Recherche agronomique*

RÉSUMÉ

La fertilité du trèfle violet autotétraploïde apparaît comme un caractère héréditaire. Le choix de parents diploïdes fertiles éventuellement accompagné d'une sélection du matériel autotétraploïde ainsi obtenu permet d'atteindre un niveau de fertilité satisfaisant.

La réalisation de structures hybrides peut amener la fertilité des nouveaux tétraploïdes au niveau de celle de cultivars existants, dès les premières générations qui suivent la tétraploïdisation.

La corrélation fertilité-autofertilité et le stimulus que l'allopollen semble fournir à l'autopollen lorsqu'ils sont déposés ensemble sur un même stigmate peuvent constituer un facteur limitant pour la production d'hybrides.

## INTRODUCTION

Le manque de fertilité des autotétraploïdes artificiels a préoccupé, depuis une trentaine d'années, un grand nombre de chercheurs dont les résultats ne sont pas toujours en parfaite concordance. Les méthodes d'amélioration proposées pour un type d'espèces déterminé peuvent rencontrer des limites imposées par certaines particularités propres à l'une d'entre elles (biologie florale par exemple). Il nous a donc paru souhaitable d'aborder ce sujet chez le trèfle violet autotétraploïde sous les trois aspects suivants :

A. — La fertilité est-elle un caractère héréditaire sur lequel la sélection peut avoir un effet bénéfique ?

B. — La recherche d'une structure hybride peut-elle contribuer à une amélioration ?

C. — Quelles peuvent être les conséquences de la rupture des barrières d'autoincompatibilité fréquemment constatée au niveau tétraploïde ?

Les résultats d'expériences exécutées en conditions naturelles ou en conditions contrôlées apportent des éléments de réponse à ces questions et nous permettent de tirer quelques conclusions quant aux méthodes à employer pour donner au trèfle violet autotétraploïde une fertilité convenable et favoriser ainsi la commercialisation de cultivars tétraploïdes.

## A. — LA FERTILITÉ, CARACTÈRE HÉRÉDITAIRE

### 1. *Incidence de la fertilité du matériel diploïde parental*

a) *Origine et mode d'obtention du matériel végétal utilisé.*

Le matériel végétal utilisé est issu de deux origines distinctes :

— d'une part du matériel ayant subi une sélection pour la fertilité à la Station Royale d'Amélioration des Plantes de Melle (Belgique) : diploïdes « fertiles »,

— d'autre part des plantes d'origine française n'ayant subi aucune sélection dans le sens de la fertilité : diploïdes « normaux ».

Le traitement par immersion de jeunes plantules diploïdes de ces deux origines dans une solution de colchicine (BERTHAUT, 1965) a produit un certain nombre de plantes $C_0$, à l'état de chimères $2x$-$4x$, classiquement appelées mixoploïdes.

Le niveau de ploïdie des différents rameaux des plantes en chimères est déterminé par examen de pollen à l'aide de la méthode de FUNKE (1956).

Deux plantes mixoploïdes croisées entre elles, respectivement pour leurs parties diploïdes et leurs parties tétraploïdes, produisent deux types de descendances constituant des couples de familles qui ne diffèrent que par le niveau de ploïdie.

Le nombre chromosomique des plantules de ces familles ($C_1$ pour les tétraploïdes) est dénombré sur pointes de racines.

La quantité de plantes issues de tels croisements artificiels sur des plantes $C_0$ est généralement faible ; une génération de multiplication en isolement intrafamilial permet d'obtenir un lot de semences $C_2$ suffisant pour mettre en place deux pépinières, l'une diploïde, l'autre tétraploïde, distantes d'au moins 500 m. Dans chaque pépinière, un même type de numérotation rappelle l'origine des plantes.

Un système de marquage d'inflorescences contemporain dans les deux pépinières permet de chiffrer la fertilité des diploïdes et des tétraploïdes correspondants en éliminant l'effet des variations du milieu.

b) *Résultats observés en conditions naturelles.*

Les tableaux 1 et 2 indiquent les différences de fertilité (1) observées pour les deux niveaux de ploïdie et les deux origines en 1964 et en 1966. L'utilisation d'un matériel diploïde fertile permet un gain de fertilité des tétraploïdes $C_2$ compris entre 40 et 80 p. 100 (tabl. 3). Les conditions climatiques de 1965 nous ont empêché d'obtenir des résultats valables ; ils indiquaient cependant la même tendance.

Par ailleurs, les données des tableaux 1 et 2 permettent après analyse statistique, de classer les causes de variation que représentent la ploïdie, la sélection effec-

(1) La fertilité est exprimée en nombre de graines récoltées pour 100 fleurs quelles que soient les conditions et le type de pollinisation.

tuée au niveau diploïde et l'interaction des deux facteurs (tabl. 4) dans l'ordre d'importance suivant :

— ploïdie : de l'état $2x$ à l'état $4x$ la fertilité passe de 1 à 0,22 en 1964 et 0,30 en 1966 ;

— sélection effectuée au niveau $2x$ : entre un parent « fertile » et un parent « normal », la fertilité des tétraploïdes passe de 1 à 0,56 en 1964 et 0,74 en 1966 ;

— interaction ploïdie x sélection.

TABLEAU 1

*Fertilité de descendances diploïdes et tétraploïdes correspondantes. Observations 1964 en conditions naturelles*

| Couples de familles issues de diploïdes fertiles | | | Couples de familles issues de diploïdes normaux | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Couples | $2x$ | $4x$ | Couples | $2x$ | $4x$ |
| II | 90,2 | 14,5 | VI | 60,5 | 15,0 |
| III | 91,4 | 28,0 | VII | 56,5 | 12,2 |
| IV | 101,4 | 28,5 | VIII | 56,8 | 5,3 |
| V | 85,9 | 16,0 | IX | 56,5 | 15,3 |
| Moyennes | 90,9 | 21,8 | | 57,8 | 12,0 |

Fertilité de variétés commerciales tétraploïdes : 40,4 - 40,6

TABLEAU 2

*Fertilité de descendances diploïdes et tétraploïdes correspondantes. Observations 1966 en conditions naturelles*

| Couples de familles issues de diploïdes fertiles | | | Couples de familles issues de diploïdes normaux | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Couples | $2x$ | $4x$ | Couples | $2x$ | $4x$ |
| C | 86,6 | 24,3 | H | 60,0 | 21,2 |
| D | 97,3 | 25,8 | I | 55,6 | 17,6 |
| E | 90,5 | 27,4 | J | 53,1 | 13,1 |
| F | 89,8 | 24,9 | K | 62,6 | 15,2 |
| G | 100,0 | 28,5 | L | 61,8 | 30,0 |
| Moyennes | 92,8 | 26,2 | | 58,6 | 19,4 |

Fertilité de variétés commerciales tétraploïdes : 30,5 - 35,9
Fertilité de variétés commerciales diploïdes : 82,8 - 68,3 - 57,7

c) *Résultats observés en conditions contrôlées.*

L'expérimentation en champ intègre un nombre considérable de facteurs dont l'action et l'interaction contribuent à modifier la fertilité observée en particulier en ce qui concerne le climat (effet direct, effet sur le vol des pollinisateurs...), la nature du pollen qui assure les fécondations (pollen de la même famille ou pollen étranger)...

TABLEAU 3

*Comparaison des moyennes de fertilité entre les deux groupes d'origine et pour les deux niveaux : diploïde et tétraploïde*

| Années | Diploïdes | | | | Tétraploïdes | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Différence | | Valeur du test *t* | Signification du test *t* | Différence | | Valeur du test *t* | Signification du test *t* |
| | Absolue | Relative | | | Absolue | Relative | | |
| 1964 | 33,1 | 57,3 | 36,8 | 0,01 | 9,8 | 81,7 | 20,8 | 0,01 |
| 1966 | 34,2 | 58,4 | 9,4 | 0,01 | 6,8 | 35,0 | 2,41 | 0,05 |

TABLEAU 4

*Variances imputables aux 3 effets : ploïdie, sélection diploïde, interaction*

| Causes de variation | Degrés de liberté | 1964 | 1966 |
|---|---|---|---|
| Ploïdie ..... | 1 | 13 478,9 | 14 007,9 |
| Sélection au niveau $2x$ ..... | 1 | 1 975,9 | 2 099,2 |
| Interaction Ploïdie-Sélection .... | 1 | 617,8 | 942,6 |

TABLEAU 5

*Fertilité de descendances tétraploïdes. Observations en conditions contrôlées*

| Parents diploïdes fertiles | | | Parents diploïdes normaux | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Famille | Génération | Fertilité | Famille | Génération | Fertilité |
| IV | $C_4$ (1) | 46,0 | VIII | $C_4$ | 3,8 |
| IV | $C_4$ (1) | 47,6 | IX | $C_4$ (1) | 6,4 |
| X | $C_3$ | 31,7 | IX | $C_4$ (1) | 9,4 |

(1) Observations effectuées deux années différentes.

Aucune expérience n'a été faite spécialement dans le but de comparer directement les résultats observés en conditions contrôlées et en conditions naturelles. On peut cependant citer (tabl. 5) les résultats enregistrés en chambre de culture (conditions certainement plus favorables au développement des embryons) par pollinisation manuelle (élimination de l'effet pollinisateur), la pollinisation étant effectuée avec un mélange de pollen recueilli sur les plantes de la famille (élimination de la variation introduite par l'origine du pollen et la structure génétique des embryons).

On s'aperçoit alors que les différences observées, en fonction des origines diploïdes, sont très supérieures à celles qu'on enregistre en conditions naturelles (ordres de grandeur respectifs de 1 à 6 en conditions contrôlées et de 1 à 1,6 en conditions naturelles). L'importance de l'effet génétique relatif à la fertilité paraît donc sous-estimée dans l'étude qui en a été faite en conditions naturelles. On peut cependant attribuer une partie de cette différence à d'autres causes : apport de pollen étranger à la famille (on en verra plus loin les effets) et travail de pollinisation plus efficace lorsqu'il est effectué par des pollinisateurs que lorsqu'on opère artificiellement (la pollinisation manuelle peut favoriser l'autofécondation dans les familles autofertiles).

### 2. *Variabilité de la fertilité au sein d'une famille tétraploïde*

Le coefficient de variation des différentes familles étudiées, en général toujours supérieur à celui de la famille diploïde correspondante montre l'importance de la variation qui subsiste au sein de ces familles laissant place, dans la mesure où la partie héréditaire de cette variation est importante, à une action ultérieure de la sélection pour la fertilité. Cette place apparaît encore plus clairement dans une analyse systématique effectuée en utilisant comme testeur pour 14 plantes d'une famille peu fertile (donc très peu autofertile) une seule plante très fertile dans un essai à 2 répétitions. Le tableau 7 renferme l'analyse de la variance des résultats observés (tabl. 6).

L'effet plante y apparaît comme significatif indiquant la variation qui existe au sein d'une famille. Cet effet est cependant de loin inférieur à l'effet réciproque qui, lui, traduit une aptitude à former des gamètes femelles fonctionnels moindre chez les plantes testées que chez les testeurs.

### 3. *Évolution de la fertilité des tétraploïdes au cours des générations*

En conditions contrôlées, les familles VIII d'une part, IV et IX d'autre part, ont été suivies pendant 4 et 5 générations respectivement. Le passage d'une génération à l'autre a été pratiqué proportionnellement à la fertilité : les graines des plantes les plus fertiles de la génération $n$ participent plus abondamment à la génération $n + 1$, réalisant ainsi une sélection de type naturel pour la fertilité.

Comme l'indique le tableau 8, où l'on n'a conservé que les plantes euploïdes pour établir les moyennes, la sélection pratiquée à chaque génération a eu pour effet, dans la plupart des cas, d'augmenter la fertilité. De Roo (1968) chez les tétraploïdes de *Lolium perenne* a mis en évidence une telle aptitude génétique à la fertilité sur laquelle une sélection peut être exercée. Cette sélection est surtout valable dans

TABLEAU 6

*Fertilité de 14 plantes de la famille IX, d'autofertilité connue (2), utilisées comme femelles (3) et comme mâles (4) dans des croisements avec une plante très fertile de la famille IV*

| Numéro de la plante de la famille IX (1) | Autofertilité (2) | Plante IX femelle (3) | Plante IX mâle (4) | Moyenne $\frac{(3)+(4)}{2}$ |
|---|---|---|---|---|
| 10 | 0,6 | 51,1 | 66,2 | 58,7 |
| 12 | 0 | 23,6 | 60,3 | 41,9 |
| 13 | 0 | 36,3 | 67,7 | 52,0 |
| 17 | 4,2 | 33,8 | 53,6 | 43,7 |
| 19 | 4 | 20,6 | 38,4 | 29,5 |
| 20 | 2 | 15,9 | 65,8 | 40,9 |
| 23 | 2,9 | 15,7 | 41,1 | 28,4 |
| 29 | 0 | 27,8 | 68,7 | 48,3 |
| 42 | 0 | 12,7 | 49,7 | 31,2 |
| 43 | 2,5 | 41,6 | 63,9 | 52,8 |
| 45 | 0 | 17,5 | 63,3 | 40,4 |
| 47 | 0 | 33,3 | 64,6 | 49,0 |
| 50 | 13,5 | 40,1 | 67,0 | 53,6 |
| 54 | 0 | 10,3 | 50,0 | 30,2 |
| | | 27,2 | 58,6 | 42,9 |

(1) Ces 14 plantes sont euploïdes pour éviter de surajouter à l'aspect génétique l'incidence de l'aneuploïdie qui sera étudiée ultérieurement.

TABLEAU 7

*Analyse de la variance des résultats du tableau 6*

| Source de variation | Degré de liberté | Carré moyen | F | Signification |
|---|---|---|---|---|
| Effet plantes IX..... | 13 | 402,8 | 2,67 | 0,05 |
| Effet réciproque ..... | 1 | 13 822,3 | 91,6 | 0,01 |
| Interaction plante × réciproque ..... | 13 | 114,1 | 0,76 | NS |
| Résiduelle ..... | 27 | 150,8 | | |

TABLEAU 8

*Évolution de la fertilité des plantes euploïdes de 3 familles soumises à une sélection pour la fertilité à chaque génération. Générations obtenues et observations faites en conditions contrôlées*

| Familles | Générations | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | $C_1$ | $C_2$ | $C_3$ | $C_4$ | $C_5$ |
| IV | 15,0 | 31,3 | 41,8 | 47,8 | 50,3 |
| VIII | | 1,3 | 1,1 | 2,8 | 21,3 |
| IX | 3,8 | 4,7 | 11,4 | 8,2 | 14,1 |

le cas de la famille IV qui est issue de parents diploïdes fertiles. Dans les deux autres familles, issues de diploïdes normaux, cinq générations ne permettent pas d'atteindre une fertilité satisfaisante.

*Conclusion partielle*

Il ressort de l'ensemble de ces résultats que la fertilité est un caractère contrôlé génétiquement, constation déjà faite entre autres par AASTVEIT (1963), SHAVER (1962), ARMSTRONG et ROBERTSON (1956), respectivement chez des autotétraploïdes de seigle, maïs et trèfle hybride. Une première étude (PICARD et BERTHAUT, 1966) aboutissait à des conclusions semblables.

Le choix des plantes diploïdes fertiles d'une part, et une sélection pour la fertilité chez les tétraploïdes qui en sont issus d'autre part, peuvent contribuer à améliorer la fertilité des autotétraploïdes de trèfle violet.

## B. — STRUCTURE HYBRIDE ET FERTILITÉ

### 1. *Résultats obtenus en conditions naturelles*

En 1966, une série de $C_1$ et de $C_2$ d'origines différentes ont été comparées en conditions naturelles. Ces descendances avaient été obtenues de la manière suivante :

Population 1 : Familles C à G : générations $C_2$ issues, après une génération de multiplication de deux plantes $C_0$ « fertiles ».

Population 2 : Familles H à L : même processus d'obtention que pour la population 1 mais à partir de deux plantes $C_0$ « normales ».

Population 3 : Familles M à Q : génération $C_1$, obtenues après croisement d'une plante $C_0$ « fertile » avec une plante $C_0$ « normale ».

Population 4 : Famille R : génération $C_1$ issue de l'isolement de 19 plantes $C_0$ « fertiles ».

Population 5 : Famille S : génération $C_1$ issue de l'isolement de 23 plantes $C_0$ « normales ».

Les résultats et leurs comparaisons figurent aux tableaux 9 et 10.

Nous pouvons, pour caractériser la structure génétique des cinq populations autotétraploïdes (trois types différents), utiliser la fréquence F des gamètes homoalléliques (DEMARLY, 1963 ; GALLAIS, 1968).

Nous ferons au préalable l'hypothèse simplificatrice d'un croisement total au départ entre les plantes $C_0$ bien que cette hypothèse ne soit que partiellement vérifiée (toutes les plantes $C_0$ utilisées n'ont pas été testées pour leur autostérilité et, pour certaines qui ont été testées, leur autofertilité n'était pas nulle).

Nous pouvons alors situer les valeurs limites de F pour nos cinq populations autotétraploïdes dans les deux hypothèses extrêmes d'homozygotie et d'hétérozygotie aux loci considérés des plantes diploïdes colchicinées :

| | Homozygotie | Hétérozygotie |
|---|---|---|
| | — | — |
| Populations 1 et 2 | 0,204 | 0,444 |
| Populations 3-4-5 | 0,111 | 0,333 |

Les plantes diploïdes soumises à l'action de la colchicine ont été prises au hasard au sein des deux origines « fertiles » et « normales » décrites plus haut. Elles peuvent être considérées comme un échantillon représentatif de deux populations en équilibre. Les plantes ont donc, en moyenne, même structure, ce qui justifie les comparaisons effectuées ci-après sur leurs descendances autotétraploïdes en fonction de la structure génétique de ces descendances.

TABLEAU 9

*Fertilité de populations tétraploïdes de structure génétique différente*

| Population 1 (1) | | Population 3 (1) | | Population 2 (1) | |
|---|---|---|---|---|---|
| Familles | Fertilité | Familles | Fertilité | Familles | Fertilité |
| C | 24,3 | M | 36,7 | H | 21,2 |
| D | 25,8 | N | 25,7 | I | 17,6 |
| E | 27,4 | O | 33,2 | J | 13,1 |
| F | 24,9 | P | 36,7 | K | 15,2 |
| G | 28,5 | Q | 27,4 | L | 30,0 |
| Moyenne | 26,2 | Moyenne | 33,2 | Moyenne | 19,4 |

Fertilité moyenne de la population 4 : 34,6
Fertilité moyenne de la population 5 : 29,7
Fertilité de deux variétés commerciales : 30,5 et 35,8.

(1) Voir texte.

TABLEAU 10

*Comparaisons de la fertilité des populations étudiées quant à l'influence des structures génétiques sur ce caractère*

(résultats du tableau 9)

| Comparaisons | Différences | | Signification de la différence |
|---|---|---|---|
| | Absolues | Relatives % | |
| 1-2 | + 6,8 | 35,0 | 0,05 |
| 4-5 | + 4,9 | 16,5 | NS |
| 1-4 | — 8,4 | 32 | 0,01 |
| 2-5 | — 10,3 | 53,1 | 0,01 |
| 3-1 | + 7,0 | 26,7 | 0,05 |
| 3-2 | + 13,8 | 71,1 | 0,01 |

Les comparaisons entre les moyennes de fertilité des populations 1 et 2 d'une part, 4 et 5 d'autre part (tabl. 10) portent sur des plantes ayant en moyenne même structure génétique. Ceci revient à dire que les différences de fertilité enregistrées

sont imputables aux différences du matériel diploïde parental, ce que nous avons vu précédemment.

Les populations 1 et 4 d'une part, 2 et 5 d'autre part, ayant pour origine les unes du matériel « fertile », les autres du matériel « normal » devraient avoir une fertilité comparable. On constate en fait que les différences 1-4 et 2-5 sont hautement significatives. Cette situation peut s'expliquer par la différence de structure génétique des plantes qui composent les populations comparées et plus encore sans doute par la fréquence des gamètes homoalléliques qu'elles produisent. Une structure hétérozygote serait donc particulièrement favorable à l'obtention d'une fertilité élevée.

Ces résultats peuvent se rapprocher de ceux de BUSBICE (1968) qui, chez un autotétraploïde naturel *Medicago sativa* L. conclut que 98,9 p. 100 de la variation de fertilité (nombre de graines par fleur) est expliquée par les coefficients de consanguinité de la plante mère, de la plante utilisée comme mâle et du zygote formé. La plus large part de cette variation est d'ailleurs imputable au coefficient d'inbreeding du zygote formé.

Comparant maintenant les populations 3, 4 et 5, constituées de plantes $C_1$ et ayant donc même structure génétique moyenne, nous obtenons :

population 5 : une fertilité modérée (29,7) due à l'origine parents diploïdes « normaux » ;

population 4 : une fertilité relativement élevée (34,6) due à l'origine parents diploïdes « fertiles » ;

population 3 : issue du croisement entre plantes $C_0$ « fertiles » et « normales » : une fertilité non significativement inférieure (33,2) à celle de la population 4.

Cette situation résulte sans doute pour une part de la structure génétique. Le fait qu'à structure génétique identique la fertilité de la population 3 soit plus proche de la fertilité de 4 que de celle de 5 nous paraît cependant nécessiter :

— ou bien une certaine dominance des allèles conditionnant le caractère fertilité ;

— ou bien une action complémentaire d'allèles provenant de deux populations géographiquement isolées. Chez d'autres espèces : muflier, orge et seigle autotétraploïdes, respectivement SPARROW *et al.* (1942), SMITH (1960), TOROP et PAKHOMOVA (1966) ont constaté que les hybrides intervariétaux ont une fertilité d'autant plus élevée que les parents sont plus différents.

Ainsi, production fourragère et fertilité paraissent devoir conjointement bénéficier d'un travail orienté vers une meilleure utilisation de la vigueur hybride.

### 2. *Résultats obtenus en conditions contrôlées*

Pour pénétrer plus avant dans le rôle de la structure des gamètes, il est intéressant d'étudier les résultats, obtenus en chambre de culture, d'une expérience qui, pour limitée qu'elle soit, apporte des informations.

Quatorze plantes euploïdes (l'aneuploïdie pouvant modifier la fertilité) appartenant à la famille IX $C_3$, peu fertile et par là peu autofertile (voir plus loin) ont été utilisées dans des croisements artificiels, avec comme partenaire :

plante n° 1 : une plante sœur euploïde de fertilité élevée pour cette famille ;

plante n° 2 : une plante sœur euploïde de fertilité faible, même pour cette famille ;

plante n° 3 : une plante euploïde de la famille IV, très fertile ;

plante n° 4 : une plante euploïde de la famille IV, moins fertile.

L'analyse de la variance (tabl. 11) nous fournit les indications suivantes.

TABLEAU 11

*Analyse de la variance des résultats de fertilité obtenus après croisements de 14 plantes peu fertiles de la famille IX $C_3$ par 2 plantes sœurs de fertilité différente et 2 plantes inégalement fertiles de la famille IV $C_3$*

| Causes de variation | Somme des carrés | Degrés de liberté | Carré moyen | F calculé | Signification |
|---|---|---|---|---|---|
| Plante de la famille IX. | 3 454 | 13 | 265,7 | 1,6 | NS |
| Différence entre réciproques ..... | 3 703 | 1 | 3 703 | 22,3 | 0,01 |
| Interaction réciproque × plante IX ..... | 3 553 | 13 | 273,3 | 1,6 | NS |
| Partenaires des 14 plantes de la famille IX .... | 20 736 | 3 | 6 912 | 41,6 | 0,01 |
| dont IX ↔ IV ..... | 19 969 | 1 | 19 969 | 120,7 | 0,01 |
| dans famille IX | 726 | 1 | 726 | 4,36 | 0,05 |
| dans famille IV | 41 | 1 | 41 | 0,25 | NS |
| Interaction partenaire × réciproque ..... | 6 910 | 3 | 2 303 | 13,8 | 0,01 |
| Interaction partenaire × plante IX ..... | 7 140 | 39 | 183,1 | 1,1 | NS |
| Résiduelle ..... | 6 486 | 39 | 166,3 | | |

L'effet « plante de la famille IX » et l'interaction « réciproque x plante IX » ne sont pas significatifs. Les 14 plantes de la famille IX participant à cette expérience forment une population que nous pouvons dans notre analyse considérer comme homogène quant à la fertilité.

L'effet « réciproque » est significatif au seuil de probabilité 0,01. Cette constatation résulte surtout de la différence d'aptitude des plantes IX d'une part, et IV d'autre part, à former des gamètes femelles viables.

L'effet « partenaire » (variation due aux colonnes du tableau 12) est, lui aussi significatif au seuil P = 0,01, la plus grande partie de la variation étant expliquée par la différence de fertilité entre les plantes 1 et 2 d'une part, 3 et 4 d'autre part.

Prenant les 14 plantes comme mâles, les chiffres indiqués dans la deuxième ligne du tableau 12 sont obtenus à partir d'une seule population de pollen. Ils soulignent surtout les différences de fertilité entre les quatre plantes femelles.

Les 14 plantes de la famille IX étant prises comme femelles (ligne supérieure du tabl. 12) nous sommes en présence, dans chaque colonne, d'une même population d'ovules portée par les mêmes plantes. La différence de fertilité entre les deux groupes (16,5 — 29,4 soit respectivement 100 et 178) traduit l'importance du pollen dans la réalisation de la fertilité. L'expérience réalisée n'est pas conçue pour savoir

si le pollen intervient par lui-même (aptitude à assurer la fécondation) ou par la structure génétique du zygote formé (consanguin ou hybride). Cette dernière hypothèse est la plus vraisemblable, la différence de fertilité s'expliquant alors par une différence dans la fréquence des avortements d'embryons en cours de développement.

TABLEAU 12

*Fertilité moyenne des 14 plantes de la famille IX utilisées alternativement comme femelles et comme mâles, dans des croisements avec quatre plantes* (1, 2, 3, 4) *dont les caractéristiques sont décrites dans le texte*

| | 1 | 2 | 3 | 4 |
|---|---|---|---|---|
| Fertilité moyenne des 14 plantes de la famille IX après pollinisation par .... | 15,7 | 17,3 | 27,2 | 31,6 |
| Croisements réciproques (les 14 plantes de la famille IX utilisées comme mâles) . | 22,2 | 6,2 | 58,5 | 50,8 |

Il n'est pas possible non plus dans le cadre de cette expérience de faire la discrimination entre ce qui peut être dû à la notion de structure hybride de l'embryon et ce qui peut être dû à l'apport direct à ce niveau, de gènes conditionnant la fertilité ; mais il apparaît que l'aptitude d'une plante à former des gamètes femelles viables, si elle est importante, est insuffisante pour expliquer sa fertilité dans une situation donnée.

L'interaction « partenaire x réciproque » est significative au seuil de probabilité 0,01. Cette signification résulte du fait qu'à l'intérieur de chacun des deux groupes de plantes « testeurs » (1 et 2, 3 et 4), à la plus faible fertilité femelle correspond la plus forte fertilité lorsque ces mêmes plantes sont utilisées comme mâles. Il faut sans doute voir là une indication de la dissociation qui existe entre fertilité femelle et fertilité mâle ainsi que l'intervention de phénomènes autres que les anomalies de méiose.

*Conclusion partielle*

Dans des travaux déjà anciens, l'influence bénéfique de l'hybridation sur la fertilité a souvent été signalée. On peut citer RANDOLPH (1942) chez *Zea mays*, MÜNTZING (1943) chez *Galeopsis pubescens* et en 1954 chez *Secale cereale*, EINSET (1944) chez *Lactuca sativa*. La mise en évidence d'un phénomène comparable chez le trèfle violet autotétraploïde, permettant d'obtenir une fertilité voisine de variétés commerciales (tabl. 9) peu après le doublement ($C_1$ et $C_2$) est un fait intéressant. Mais l'amélioration importante de fertilité apportée par l'hybridation à la génération du croisement (tabl. 12) l'est encore plus car elle peut être obtenue sans aucun travail supplémentaire.

## C. — LA LIAISON FERTILITÉ-AUTOFERTILITÉ ET SES CONSÉQUENCES

Dans la mesure où la fréquence des gamètes femelles fonctionnels constitue le premier facteur limitant de la fertilité (Povilaitis et Boyes, 1959 et 1960), il est logique qu'une liaison positive existe entre l'autofertilité et la fertilité d'un individu quelles que soient les conditions dans lesquelles cette fertilité est mesurée. Barcikowska et Laczynska-Hulewicz (1968) trouvent une telle liaison dans 4 cas sur 6.

### 1. *Liaison fertilité-autofertilité*

Étudiée dans 10 familles ayant des niveaux de fertilité variables et de générations différentes, la corrélation fertilité-autofertilité a été significative au seuil de probabilité 0,01 dans 8 cas, au seuil 0,05 dans un cas et une seule fois non significative. Les valeurs du coefficient de corrélation ont oscillé entre + 0,43 et + 0,93. Il convient de signaler que les plantes stériles en autofécondation ont été écartées du calcul estimant que cette situation était le fait de l'action des gènes d'incompatibilité de la série S.

Ce résultat confirme l'importance de l'aptitude à former des gamètes femelles fonctionnels. Il implique également que, dans la mesure où l'obstacle à l'autofécondation que représente l'action des allèles d'incompatibilité n'existe plus dans le pollen diploïde, fertilité et autofertilité sont deux phénomènes de même nature et possédant un même conditionnement génétique. Il en découle que sélectionner pour la fertilité chez un trèfle violet autotétraploïde sans contrôler le comportement des allèles S conduit à sélectionner pour l'autofertilité. Or, d'une part, à l'état naturel, la fréquence des allèles donnant lieu au phénomène de compétition au sein du pollen est élevée (Pandey, 1956) et d'autre part, la présence d'un allopollen semble stimuler le fonctionnement de l'autopollen.

### 2. *Fréquence des allèles donnant lieu à compétition*

En ce qui concerne les allèles d'incompatibilité, toute plante colchicinée (plante $C_0$) a une structure duplex ($S_1S_1S_2S_2$) ; son autofécondation renseigne donc sur l'existence (autofertilité) ou l'absence (autostérilité) d'une réaction de compétition entre ces deux allèles. En 1962, l'autofécondation de 51 plantes $C_0$ a permis de tester le comportement de 102 allèles S. En 1963, ce sont 74 allèles qui ont été testés par 37 autofécondations. Au total 35 autofécondations, soit sensiblement 40 p. 100 ont été fertiles. La situation de compétition qui ouvre la porte à l'autofertilité est donc fréquente. Elle donne aux allèles qui en sont capables une valeur sélective certaine comme l'ont montré Åkerberg et Hagberg (1963) et Wexelsen (1965) sur de vieilles populations de trèfle violet autotétraploïde. Cette valeur paraît susceptible de s'accroître si un déficit de pollinisateurs limite l'apport d'allopollen.

Cette valeur sélective des allèles donnant lieu à compétition pourrait, dans les conditions naturelles, subir une contre-sélection dans la mesure où l'autopollen

serait désavantagé en présence d'allopollen après une pollinisation croisée. Barcikowska et Laczynska-Hulewicz (1968) pensent qu'il n'y a pas compétition entre les deux types de pollen.

### 3. *Stimulation de l'autopollen dans le cas de pollinisations croisées sans castration*

Une expérience réalisée en conditions contrôlées en utilisant comme marqueur la présence ou l'absence de tache foliaire (individus femelles sans tache, tétrarécessifs et plantes mâles porteuses de la tache, tétradominantes) tend à prouver que la compétition entre les deux types de pollen existe mais ne joue pas en faveur de l'allopollen dont la présence stimulerait le fonctionnement de l'autopollen.

Dans cette expérience, les plantes tétrarécessives dont on a au préalable testé l'autofertilité reçoivent, sans aucune castration, du pollen de plantes tétradominantes. L'examen des descendances permet de classer les plantes en fonction du type de pollinisation qui leur a donné naissance (tabl. 13). Plusieurs constatations s'imposent. Le taux moyen de fécondations par l'autopollen $\frac{(5)}{(4) + (5)}$ atteint 39,3 p. 100. Les plantes autostériles ne donnent naissance à aucune plante sans marque. Bien que l'effectif soit faible, on peut penser que c'est là le résultat de la barrière d'incompatibilité (allèles ne donnant pas lieu à compétition). Pour les deux plantes autofertiles, la fréquence des plantes issues de fécondations par l'autopollen est supérieure au rapport autofertilité/fertilité en croisement ; l'efficacité de l'autopollen serait donc accrue par la présence d'allopollen. La différence est significative ($P = 0{,}02$) pour la descendance de la plante A.

TABLEAU 13

*Mise en évidence de l'action de la présence d'allopollen sur le fonctionnement de l'autopollen*

| Parents ♀ (sans tache foliaire) | Fertilité des parents ♀ | | | Nature de la descendance | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Autofertilité (1) | Fertilité en croisement (2) | $\frac{(1)}{(2)} \times 100$ (3) | Tache foliaire présente (4) | Tache foliaire absente (5) | Fréquence des individus sans tache foliaire |
| A | 11,8 | 29,0 | 40,7 | 20 | 29 | 59,2 |
| B | 7,5 | 24,0 | 31,2 | 25 | 15 | 37,5 |
| C | 0 | 2,8 | 0 | 4 | 0 | 0 |
| D | 0,5 | 6,3 | 8,0 | 11 | 2 | 18,2 |
| E | 0 | 1,0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| F | 0 | 23,6 | 0 | 10 | 0 | 0 |
| Total | | | | 71 | 46 | |

*Conclusion partielle*

D'après LACZYNSKA-HULEWICZ (1963), l'autofertilité chez le trèfle violet autotétraploïde ne s'accompagnerait pas toujours d'une baisse de vigueur importante ; la mise en évidence des plantes présentant cet avantage permettrait leur utilisation pour obtenir des variétés tétraploïdes pouvant supporter un déficit en pollinisateurs. Dans notre expérience, les descendants dépourvus de marque foliaire ont manifesté une telle baisse de vigueur, par rapport aux plantes sœurs marquées, qu'il aurait été pratiquement possible de diagnostisquer leur origine consanguine en l'absence de marqueur génétique. En dehors des possibilités envisagées par LACZYNSKA-HULEWICZ (1963), cette baisse de vigueur est certainement le seul facteur capable de contre-sélectionner l'autofertilité puisqu'elle doit conduire à une diminution du nombre de gamètes formés par les individus consanguins. La recherche d'individus fertiles mais autostériles, en testant le comportement des allèles S, pourrait contribuer à limiter les risques de dépression en éliminant la fraction de descendance issue d'autofécondation et par là à maintenir une fertilité meilleure.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

De l'ensemble des expériences dont nous venons de relater les résultats, nous pouvons tirer les conclusions suivantes :

1° le choix de plantes diploïdes fertiles conduit, après doublement, aux tétraploïdes les plus fertiles sur lesquels un nouvel effort de sélection peut amener une amélioration. Ces observations tendent à prouver qu'en ce qui concerne la fertilité, une partie de la variabilité constatée est contrôlée génétiquement ;

2° la structure hybride apporte un gain de fertilité rapide que l'on peut attribuer à cette structure elle-même ou à l'apport de gènes de fertilité, la part respective qui revient à ces deux facteurs n'ayant pas été établie ;

3° sélectionner pour la fertilité au niveau tétraploïde risque de conduire à établir des populations qui adoptent volontiers l'autofécondation comme système de reproduction, le pollen étranger paraissant stimuler le fonctionnement de l'autopollen.

Parmi ces observations, seul le dernier point est défavorable au sélectionneur. La diminution de vigueur due à l'autofécondation peut non seulement être nuisible à la production fourragère mais surtout constituer une entrave sérieuse à la réalisation des variétés synthétiques tétraploïdes. Le contrôle du comportement des allèles d'incompatibilité et la sélection de plantes fertiles mais autostériles devrait permettre de surmonter cette difficulté.

*Reçu pour publication en juin 1970.*

## SUMMARY

### FERTILITY PROBLEMS IN AUTOTETRAPLOID RED CLOVER
### I. — STUDY OF SOME HEREDITARY ASPECTS

As part of a series of papers concerned with the problem of fertility in tetraploid red clover the authors discuss three main points with the following conclusions :

— Fertility in tetraploid red clover behaves as genetically controled. Breeding for fertility in diploid material before doubling looks efficient to obtain tetraploids with improved fertility but the variability which remains in the tetraploid material can afford a complement.

— Fertility is dependent on the level of hybridity. Making a good use of this result it could be possible to reach in a short time after doubling, the fertility of registered cultivars.

— As far as competition between the two S alleles in the pollen grain allows self-fertility there is a significant correlation between self-fertility and fertility in open pollination, with autopollen looking more efficient when allopollen is present on the same stigma. For variety building it could be useful to develop a method minimizing these effects.


## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


AASTVEIT K., 1963. The relation between fertility and cytological properties in autotetraploid rye. *Proc. 11th intern. Congr. Genet.*, T. 1, p. 214.

ÅKERBERG E., HAGBERG A., 1963. Fertility problems in tetraploid red clover. *Recent plant breeding Research.*, p. 134. John Wiley and Son. New York, London.

ARMSTRONG J. M., ROBERTSON R. W., 1956. Studies of colchicine induced tetraploids of *Trifolium hybridum* L. I. Cross and self fertility and cytological observations. *Canad. J. agric. Sci.*, **36**, 255-266.

BARCIKOWSKA B., LACZYNSKA-HULEWICZ T., 1968. Bestäubungsverhältnisse und das Problem der Heterosiszüchtung bei tetraploidem Rotklee. *Theoret. appl. Genet.*, **38**, 103-108.

BERTHAUT J., 1965. Obtention de trèfles violets tétraploïdes. Quelques essais d'amélioration des techniques de doublement. *Ann. Amélior. Plantes*, **15** (1), 37-51.

BUSBICE T. H., 1968. Effects of inbreeding on fertility in *Medicago sativa* L. *Crop. Sci.*, **8** (2), 231-234.

DEMARLY Y., 1963. Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes. *Ann. Amélior. Plantes*, **13** (4), 307-400.

DE ROO R., 1968. Meiosis and fertility in tetraploid perennial rye grass (L. *perenne L*). (en flamand) *Med, Rijksfac. Landb. Gent*, **33** (1), 247-258.

EINSET J., 1944. Cytological basis for sterility in induced autotetraploid lettuce (*Lactuca savita* L.). *Amer. J. Bot.*, **31**, 336-342.

FUNKE Ch., 1956. Vergleichende morphologische und physiologische Untersuchungen am Pollen diploider und autotetraploïder Kulturpflanzen. *Z. Pflanzenzucht.*, **36** (2), 165-196.

GALLAIS A., 1968. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques tétraploïdes au cours des générations de multiplication. I. En régime de Panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **18** (1), 5-15.

LACZYNSKA-HULEWICZ T., 1963. Self-fertility and inbreeding in tetraploid red clover. *Genet. Polon.*, **4** (2), 97-119.

MÜNTZING A., 1943. Fertility improvement by recombination in autotetraploid *Galeopsis pubescens*. *Hereditas*, **29**, 201-204.

MÜNTZING A., 1954. An analysis of hybrid vigour in tetraploid rye. *Hereditas*, **40**, 265-277.

PANDEY K. K., 1956. Incompatibility in autotetraploid *Trifolium pratense*. *Genetics*, **41** (3), 353-366.

PICARD J., BERTHAUT J., 1965. Le manque de fertilité chez le trèfle violet autotétraploïde. Note préliminaire. *Ann. Amélior. Plantes*, **15** (3), 327-332.

PICARD J., BERTHAUT J., 1966. Fertility problems in autotetraploid red clover, an insight into the efficiency of selection at the diploid level. *Proc. X intern. Grassland Congr.*, Section 3, paper n° **14**.

POVILAITIS B., BOYES J. W., 1959. Embryo-sac production in relation to seed yields in diploid *Dollard* red clover. *Canad. J. Plant. Sci.*, **39**, 364-374.

POVILAITIS B., BOYES J. W., 1960. Ovule development in diploid red clover. *Canad. J. Bot.*, **38**, 507-532.

RANDOLPH L. F., 1942. The influence of heterozygosis on fertility and vigor in autotetraploid maize. *Genetics*, **27**, 163.

SHAVER D. L., 1962. A study of aneuploidy in autotetraploid maize. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **4**, 226-233.

SMITH W. E., 1960. Fertility of autotetraploid varieties and hybrids of barley. *Canad. J. Plant Sci.*, **40**, 434-442.

SPARROW A. M., RUTTLE M. L., NEBEL B. R., 1942. Comparative cytology of sterile intra and fertile inter-varietal tetraploids of *Antirrhinum majus* L. *Amer. J. Bot.*, **29**, 711-715.

TOROP A. A., PAKHOMOVA V. P., 1966. Hybridization as a method of increasing the breeding value of tetraploid rye. (En russe.) *Genetika*, **4**, 114-118.

WEXELSEN H., 1965. Studies in tetraploid red clover. Fertility and seed yied. Inbreeding and heterosis effects. *Scient. Rep. from the agricultural College of Norway*, **44** (17), p. 31.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (4), 407-420.

# LE MANQUE DE FERTILITÉ CHEZ LE TRÈFLE VIOLET AUTOTÉTRAPLOÏDE (*TRIFOLIUM PRATENSE* L.)

## II. — ÉTUDE DE QUELQUES ASPECTS DE L'ANEUPLOÏDIE

D. MAIZONNIER et J. PICARD
avec la collaboration technique d'Annie MOESSNER et J.-P. BRUNET [1]

*Station d'Amélioration des Plantes,*
*Centre de Recherches de Dijon*
*Institut national de la Recherche agronomique*

RÉSUMÉ

L'examen de la variation enregistrée pour la fréquence des aneuploïdes chez différentes origines de trèfle violet autotétraploïde tend à prouver que l'apparition de ces plantes aux nombres chromosomiques anormaux n'est pas sous contrôle génétique.

Dans les conditions dans lesquelles se sont déroulées nos expériences, un équilibre euploïdes-aneuploïdes apparaît dès la première génération après le doublement. Le nombre de générations et la structure génétique (hybride ou consanguine) des populations étudiées ne semblent pas modifier cet équilibre.

L'analyse diallèle de la fréquence des plantes euploïdes dans les descendances de croisements entre parents euploïdes et aneuploïdes met surtout en évidence le rôle prépondérant que joue le nombre chromosomique du parent femelle dans la détermination du nombre chromosomique des descendants.

## I. — INTRODUCTION

Les résultats d'un assez grand nombre de travaux entrepris sur les problèmes posés par les anomalies de la méiose et l'aneuploïdie chez les autotétraploïdes artificiels en général et chez le Trèfle violet en particulier, ont déjà été publiés, notamment par des chercheurs scandinaves. Cependant, certains points susceptibles d'implications au niveau de la sélection (efforts pour éliminer les aneuploïdes ou pour mieux comprendre l'évolution de l'aneuploïdie) méritaient d'être analysés.

[1] Stagiaire.

La présence des aneuploïdes dans les descendances de plantes autotétraploïdes provient de l'union de gamètes dont l'un au moins est aneuploïde par suite d'une ségrégation inégale des chromosomes au cours de la première anaphase de la gamétogenèse. La méiose des autotétraploïdes a donc tout particulièrement été étudiée par de nombreux auteurs. En ce qui concerne le trèfle violet autotétraploïde, la petite taille des chromosomes et la complexité des associations ne permettent pas une analyse suffisamment précise de la première métaphase. Beaucoup trop de plaques métaphasiques ne peuvent être analysées, ce qui risque de fausser considérablement les résultats. Il nous a donc paru préférable de travailler sur les répartitions chromosomiques au cours de l'anaphase I, qui sont les conséquences immédiates des types d'associations formées au cours des stades précédents de la méiose. Ces observations, simples dénombrements, sont de ce fait moins sujettes à l'erreur que ne peuvent l'être les interprétations de métaphase I.

L'étude des distributions anaphasiques au cours de la microsporogenèse de plantes euploïdes appartenant à plusieurs générations de familles d'origines différentes nous a permis de constater que toutes les plantes observées présentaient des ségrégations anaphasiques inégales. La grande variabilité enregistrée dans leurs fréquences est probablement à imputer à un nombre trop limité d'observations (20 cellules au minimum). Si, pour une même famille, nous faisons la somme des résultats individuels obtenus, nous nous apercevons que, quelle que soit l'origine de la famille, une répartition inégale des chromosomes intervient dans environ 50 p. 100 des cas (MAIZONNIER, 1969, tableau I pour l'ensemble des plantes étudiées). Après cette constatation, il nous a semblé préférable de porter nos efforts sur l'analyse de la fréquence des aneuploïdes et de l'évolution de l'aneuploïdie en fonction d'un certain nombre de facteurs :

origine du matériel utilisé,
structure génétique (hybride ou consanguine),
nombres chromosomiques des plantes parentes.

Ce sont les résultats de cette étude que nous exposons dans cet article.

## II. — REVUE DES TRAVAUX ANTÉRIEURS

L'aneuploïdie chez les formes autotétraploïdes d'espèces cultivées a été étudiée par de nombreux chercheurs dont Marie BRAGDØ (1968) a rassemblé les résultats dans une revue bibliographique consacrée au manque de fertilité des autotétraploïdes artificiels. Il ressort de cette étude que tous les autotétraploïdes ont une méiose plus ou moins irrégulière avec formation d'univalents, bivalents, trivalents et tétravalents à la première métaphase provoquant des ségrégations anaphasiques inégales. De même, une certaine proportion d'aneuploïdes, très variable selon les auteurs, les espèces et les conditions de travail (13 à 50 p. 100), apparaît toujours dans leurs descendances.

En ce qui concerne plus particulièrement le Trèfle violet, ELLERSTRÖM et SJÖDIN (1966) ont dénombré 16 p. 100 d'aneuploïdes, parmi lesquels les hypoploïdes sont sensiblement plus nombreux que les hyperploïdes, dans un lot de 177 graines obtenues

en conditions naturelles. Enfin, sur des lots de semences calibrées, JULEN (1954) a trouvé des fréquences d'aneuploïdes variables suivant les lots, mais à partir desquelles on peut établir une moyenne de 42,5 p. 100 d'aneuploïdes pour une population totale de 1075 individus. Les dénombrements de JULEN donnent 18,4 p. 100 d'hypoploïdes pour 24,1 p. 100 d'hyperploïdes.

## III. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel végétal de base utilisé dans cette étude, décrit avec plus de précision (PICARD, MAIZONNIER, BERTHAUT, 1970), était composé de cinq familles, réparties dans deux groupes d'origines différentes : sélections belges (famille IV, X, XI) et sélections locales (familles VIII et IX) que l'on a suivies après le doublement chromosomique jusqu'à la quatrième ou cinquième génération par multiplication intrafamiliale artificielle, dans des conditions de milieu favorables (enceinte climatisée à 20°C, 16 h de lumière, 70 à 80 p. 100 d'humidité). Pour passer d'une génération à la suivante, une plante de la génération $n$ participe, par sa descendance, à la génération $n + 1$ proportionnellement à sa fertilité (PICARD, MAIZONNIER, BERTHAUT, 1970) ; on réalise ainsi une sélection de type naturel basée sur la fertilité exprimée en graines pour 100 fleurs, mais non sur la quantité de graines fournies par plante. Afin d'obtenir une homogénéité maximale de levée et d'éviter tout biais dû à des difficultés de germination, les graines ont été scarifiées et mises à germer, au laboratoire sur papier-filtre imbibé d'eau, puis les plantules repiquées en godets.

Les dénombrements chromosomiques ont été effectués sur apex radiculaires prélevés sur de jeunes plantes au stade rosette, prétraités au froid, fixés au Carnoy et colorés à la pararosaniline (MAIZONNIER, 1968).

## IV. — FRÉQUENCE DES EUPLOÏDES ET DES DIFFÉRENTS TYPES D'ANEUPLOÏDES

### 1. *Différents nombres chromosomiques rencontrés dans les descendances de plantes tétraploïdes*

En plus d'individus aneutétraploïdes à 26, 27, 29, 30, 31, 32 et 33 chromosomes, cette étude nous a permis de dénombrer sur un effectif total d'environ 2 000 plantes : six plantes diploïdes ($2n = 2x = 14$ chromosomes) et une plante hyperdiploïde (17 chromosomes), quatre plantes triploïdes ($2n = 3x = 21$ chromosomes) et une plante hypertriploïde (23 chromosomes), deux plantes hexaploïdes ($2n = 6x = 42$ chromosomes) et une plante octoploïde ($2n = 8x = 56$).

Si on exclut des erreurs de manipulation très peu vraisemblables, on peut expliquer l'apparition de ces différentes plantes de la manière suivante :

— les plantes diploïdes peuvent provenir du développement parthénogénétique d'ovules à 14 chromosomes, hypothèse justifiée par l'apparition d'une plante à 17 chromosomes issue d'un croisement entre plantes à 29 et 30 chromosomes.

— les plantes triploïdes et hypertriploïdes sont apparues dans des $C_2$ de deux familles multipliées en isolements géographiques. Les insectes pollinisateurs pouvaient être porteurs de pollen haploïde récolté sur des plantes diploïdes spontanées. La présence de ces plantes triploïdes nous a incité à entreprendre une étude dont les résultats ont déjà fait l'objet de publication (MAIZONNIER, 1969).

L'apparition de plantes diploïdes et triploïdes peut aussi s'expliquer par l'existence de gamètes issus d'une double réduction.

— Les deux plantes hexaploïdes et la plante octoploïde ont été trouvées dans des générations obtenues en conditions artificielles. L'union d'un gamète normal ($2x$) et d'un gamète non réduit ($4x$) pour les deux plantes $6x$ et de deux gamètes non réduits ($4x$) pour la plante $8x$ semble fournir une explication satisfaisante à leur apparition.

Parmi toutes ces plantes, seules les deux hexaploïdes n'ont pas fleuri ; leur croissance très lente s'est arrêtée au stade rosette. Le développement de la plante octoploïde a été ralenti à un point tel qu'elle n'a fleuri qu'après deux années de végétation. Cette plante n'a produit aucune descendance tant en autofécondation qu'en croisement avec des plantes diploïdes et tétraploïdes. Ses fleurs contenaient des étamines indéhiscentes et un examen microscopique des anthères a confirmé qu'elles étaient stériles. Par contre, les carpelles contenaient deux ovules de taille inégale, caractère que l'on rencontre habituellement chez le trèfle violet. L'étude des sacs embryonnaires de ces ovules apparemment bien développés n'a pas été faite.

### 2. *Fréquence des euploïdes et des différents types d'aneuploïdes pour les différentes origines utilisées*

Le tableau 1 présente les résultats des dénombrements chromosomiques effectués sur les plantes des familles et des générations étudiées (voir Matériel et méthodes). La fréquence des euploïdes varie assez considérablement (28,6 p. 100 à 63,9 p. 100) suivant les familles et les générations. Afin d'essayer de mettre en évidence un effet de l'origine génétique sur la fréquence des euploïdes et des aneuploïdes, nous avons groupé les résultats (tabl. 2) en confondant, pour chaque famille, les différentes générations analysées. On constate que les effectifs étant devenus assez importants, la fréquence des euploïdes est voisine de 50 p. 100. Le test $\chi^2$ souligne l'homogénéité des résultats et l'absence d'effet famille. D'autre part, la fréquence de chaque type d'aneuploïde varie à l'intérieur de limites modérées. Les moyennes obtenues pour une population de 1260 individus doivent donner une image assez réelle de ce que peut être la répartition des euploïdes et des différents aneuploïdes dans une population de trèfle violet autotétraploïde et dans les conditions dans lesquelles nous avons travaillé.

Nous pouvons donc penser que les variations importantes constatées dans le tableau 1 sont dues, en grande partie, aux faibles effectifs des échantillons analysés pour certaines générations, notion qui apparaît clairement lors du calcul du $\chi^2$ au sein des familles IV et VIII (tabl. 3). Cette idée est encore renforcée par les résultats enregistrés lorsque pour un certain nombre de générations nous avons fait 2 ou 3 répétitions. C'est ainsi que pour la famille IV $C_2$, nous avons obtenu 33,3 p. 100, 58,3 p. 100 et 31,4 p. 100 d'individus euploïdes pour trois répétitions dont les effectifs moyens étaient de 55 plantes.

Le fait que la variation de la fréquence des différents aneuploïdes rencontrés dans des familles d'origines diverses soit modérée renforce l'idée déjà émise (MAIZONNIER, 1969) qu'il doit exister un mode d'élimination gamétique ou zygotique assez précis. Un certain nombre de gamètes ou de combinaisons zygotiques aneuploïdes serait donc éliminé systématiquement.

TABLEAU 1

*Fréquences* (exprimées en p. 100) *des euploïdes et des différents types d'aneuploïdes dénombrés dans les familles étudiées en croisements intrafamiliaux*

La fréquence des différents types d'aneuploïdes est calculée à partir des effectifs totaux

| Familles | Générations | Euploïdes (%) | Aneuploïdes (%) | Nombre chromosomiques des aneuploïdes | | | | | | Effectifs dénombrés |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | 26 | 27 | 29 | 30 | 31 | 32-33 | |
| IV | $C_1$ | 50,0 | 50,0 | 0 | 12,5 | 31,2 | 6,2 | 0 | 0 | 16 |
| | $C_2$ | 41,8 | 58,2 | 0,6 | 12,7 | 34,5 | 8,5 | 1,2 | 0,6 | 165 |
| | $C_3$ | 54,3 | 45,7 | 0 | 7,9 | 28,3 | 7,6 | 2,9 | 0 | 127 |
| | $C_4$ | 48,4 | 51,6 | 0 | 16,1 | 29,0 | 6,4 | 0 | 0 | 62 |
| | $C_5$ | 63,9 | 36,1 | 0 | 13,1 | 18,0 | 4,9 | 0 | 0 | 61 |
| VIII | $C_2$ | 47,9 | 52,2 | 0 | 10,0 | 30,0 | 10,0 | 2,2 | 0 | 90 |
| | $C_3$ | 55,1 | 44,9 | 2,0 | 8,2 | 30,6 | 4,1 | 0 | 0 | 49 |
| | $C_4$ | 28,6 | 71,4 | 0 | 10,7 | 39,3 | 21,4 | 0 | 0 | 28 |
| | $C_5$ | 33,3 | 66,7 | 0 | 20,0 | 28,9 | 11,1 | 4,4 | 2,2 | 45 |
| IX | $C_1$ | 57,1 | 42,9 | 0 | 7,1 | 7,1 | 28,6 | 0 | 0 | 14 |
| | $C_2$ | 52,4 | 47,6 | 1,2 | 15,8 | 21,9 | 8,5 | 0 | 0 | 82 |
| | $C_3$ | 41,8 | 58,2 | 0 | 12,7 | 30,0 | 10,9 | 4,5 | 0 | 110 |
| | $C_4$ | 56,6 | 43,4 | 0 | 7,5 | 28,3 | 7,5 | 0 | 0 | 53 |
| | $C_5$ | 56,4 | 43,6 | 0 | 3,6 | 32,7 | 7,3 | 0 | 0 | 55 |
| X | $C_2$ | 54,4 | 45,6 | 0 | 10,5 | 26,3 | 8,8 | 0 | 0 | 57 |
| | $C_3$ | 56,7 | 43,3 | 0 | 8,1 | 18,9 | 18,8 | 2,7 | 2,7 | 37 |
| | $C_4$ | 47,4 | 52,6 | 0 | 15,7 | 26,3 | 5,3 | 5,3 | 0 | 57 |
| XI | $C_2$ | 54,5 | 45,5 | 0 | 9,1 | 27,3 | 9,1 | 0 | 0 | 55 |
| | $C_3$ | 48,8 | 51,2 | 0 | 11,6 | 27,9 | 9,3 | 2,3 | 0 | 43 |
| | $C_4$ | 53,7 | 46,3 | 0 | 9,2 | 29,6 | 3,7 | 3,7 | 0 | 54 |

TABLEAU 2

*Fréquence des euploïdes et des différents types d'aneuploïdes pour chaque famille, générations confondues*

Test d'homogénéité euploïdes-aneuploïdes : $\chi^2 = 2{,}76$ ; $0{,}70 > P > 0{,}50$
Les fréquences des différents types d'aneuploïdes sont calculées sur les effectifs totaux

| Familles et Générations | Euploïdes (%) | Aneuploïdes (%) | Aneuploïdes | | | | | | Effectifs dénombrés |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 26 | 27 | 29 | 30 | 31 | 32-33 | |
| IV $C_1$ à $C_5$ | 49,9 | 50,1 | 0,2 | 11,8 | 29,5 | 7,2 | 1,2 | 0,2 | 431 |
| VIII $C_2$ à $C_5$ | 43,9 | 56,1 | 0,5 | 11,8 | 31,1 | 10,4 | 1,9 | 0,5 | 212 |
| IX $C_1$ à $C_5$ | 50,3 | 49,7 | 0,3 | 10,8 | 27,1 | 9,9 | 1,6 | 0 | 314 |
| X $C_2$ à $C_4$ | 52,3 | 47,7 | 0 | 11,9 | 24,5 | 7,9 | 2,6 | 0,7 | 151 |
| XI $C_2$ à $C_4$ | 52,6 | 47,4 | 0 | 9,9 | 28,3 | 7,2 | 2,0 | 0 | 152 |
| Moyennes | 49,6 | 50,4 | 0,2 | 11,3 | 28,4 | 8,5 | 1,7 | 0,2 | 1 260 |

D'un point de vue pratique, une telle situation supprime une possibilité de sélection qui pouvait être envisagée.

TABLEAU 3

*Valeur et probabilité des $\chi^2$ d'homogénéité calculés sur les effectifs euploïdes-aneuploïdes par famille du tableau 1*

| Familles | $\chi^2$ | Probabilités |
|---|---|---|
| IV | 10,68 | $0,05 > P > 0,02$ |
| VIII | 7,73 | $0,10 > P > 0,05$ |
| IX | 5,14 | $0,30 > P > 0,20$ |
| X | 0,92 | $0,70 > P > 0,50$ |
| XI | 0,34 | $0,90 > P > 0,80$ |

Le tableau 2 montre enfin que, pour près de 98 p. 100, une population de trèfle violet autotétraploïde ne contient que des plantes à 27, 28, 29 et 30 chromosomes. Les plantes à 26, 31, 32 et 33 chromosomes n'apparaissent que très rarement.

Dans notre matériel, les hyperploïdes se sont toujours montrés plus fréquents que les hypoploïdes.

### 3. *Évolution de l'aneuploïdie au cours des générations*

De même qu'il ne paraissait pas impossible de rencontrer des familles contenant moins d'aneuploïdes que d'autres à une génération donnée, on pouvait espérer assister à une évolution différentielle de la fréquence des aneuploïdes au cours des générations en fonction des familles étudiées. Une telle situation aurait pu traduire la mise en place au cours des générations et au sein de certaines familles, d'un mécanisme de régulation intéressant le sélectionneur.

TABLEAU 4

*Fréquence des euploïdes et des différents types d'aneuploïdes pour les différentes générations étudiées, familles confondues*

Test d'homogénéité euploïdes-aneuploïdes : $\chi^2 = 3,54$ ; $0,50 > P > 0,30$
Les fréquences des différents types d'aneuploïdes sont calculées sur les effectifs totaux

| Générations | Familles | Euploïdes (%) | Aneuploïdes (%) | Aneuploïdes | | | | | | Effectifs dénombrés |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | 26 | 27 | 29 | 30 | 31 | 32-33 | |
| $C_1$ | IV-IX | 53,3 | 46,7 | 0 | 10,0 | 20,0 | 16,7 | 0 | 0 | 30 |
| $C_2$ | IV-VIII | 48,1 | 51,9 | 0,4 | 12,0 | 29,4 | 8,9 | 0,9 | 0,2 | 449 |
| $C_3$ | IX | 50,3 | 49,7 | 0,3 | 9,8 | 28,1 | 8,5 | 2,7 | 0,3 | 366 |
| $C_4$ | X-XI | 48,8 | 51,2 | 0 | 12,2 | 29,5 | 7,5 | 2,0 | 0 | 254 |
| $C_5$ | IV-VIII-IX | 52,8 | 47,2 | 0 | 11,8 | 26,1 | 7,5 | 1,2 | 0,6 | 161 |

Les résultats du tableau 1 montrent que la fréquence des aneuploïdes varie d'une génération à l'autre mais que ce n'est pas toujours dans le sens d'une diminution. Si l'on considère la famille VIII on voit que la fréquence des aneuploïdes a tendance à augmenter au cours des générations alors que c'est l'inverse pour la famille IV. Mais aucune de ces séries de données n'est régulièrement croissante ou décroissante.

Si, de la même façon que nous avons précédemment confondu les générations pour chaque famille, nous cumulons les résultats obtenus dans les différentes familles pour chaque génération, les effectifs deviennent suffisamment importants pour mettre en évidence que la fréquence des aneuploïdes oscille d'une génération à l'autre autour de 50 p. 100 (tabl. 4) et que la répartition entre les générations ne peut pas être considérée comme hétérogène. Nous pouvons donc conclure de notre analyse que le taux des aneuploïdes ne diminue pas au cours des générations mais qu'un équilibre euploïdes-aneuploïdes s'installe dès la première génération, pour une valeur de 50 p. 100 et varie peu.

## V. — INFLUENCE DE LA STRUCTURE, HYBRIDE OU CONSANGUINE, SUR LA FRÉQUENCE DES ANEUPLOÏDES

Bien qu'aucune expérience n'ait été spécialement conduite pour juger de l'incidence de la structure génétique d'une population sur sa composition quant aux nombres chromosomiques des individus qu'elle renferme, les informations disponibles sur ce sujet nous semblent mériter d'être rapportées.

### 1. *Comparaison de familles multipliées en croisements intrafamiliaux*

Trois des familles étudiées en croisements intrafamiliaux (IV, X et XI) sont autofertiles à des degrés plus ou moins élevés ; les deux autres (VIII et IX) le sont très peu, certains individus pouvant même être complétement autostériles. Il en découle qu'au bout d'un certain nombre de générations de tels croisements effectués sans castration, les familles autofertiles atteignent un niveau de consanguinité très supérieur à celui des familles moins autofertiles (PICARD, MAIZONNIER, BERTHAUT, 1970). Une baisse de vigueur des plantes de ces familles en témoigne d'ailleurs souvent.

La comparaison des deux groupes de familles pour les générations qu'elles possèdent en commun ($C_2$, $C_3$, $C_4$) peut fournir des indications quant à l'influence du niveau de consanguinité sur la fréquence des aneuploïdes, pour une population de type naturel, sans sélection de parents euploïdes. Les données du tableau 1 montrent que les deux groupes de familles, autofertiles et peu autofertiles, contiennent respectivement 50,1 p. 100 et 52,2 p. 100 d'aneuploïdes.

Comme le montre le $\chi^2$ d'homogénéité calculé sur les effectifs euploïdes des deux groupes ($\chi^2 = 3{,}32$ ; $0{,}20 > P > 0{,}10$) cette différence de 2 p. 100 est insuffisante pour que l'on puisse conclure de cette analyse rapide que le niveau de consanguinité a une influence sur la fréquence des aneuploïdes dans une population de trèfle violet autotétraploïde.

### 2. *Comparaison de différents types de structures*

Dans ce paragraphe sont rapportés les résultats observés dans trois types de descendances :

a) *Descendance H* : un certain nombre de plantes euploïdes de la famille IX $C_3$ (mode d'obtention : croisements intrafamiliaux) totalement autostériles, ont été pollinisées à partir d'une plante euploïde de la famille IV $C_3$ (plante n° 58). Les graines issues de ces croisements constituent la descendance H, de structure hybride.

b) *Descendance S* : les mêmes plantes euploïdes de la famille IX $C_3$ ont été pollinisées avec un mélange de pollen de plantes, euploïdes et aneuploïdes, appartenant à cette même famille. Les graines issues de ces croisements constituent la descendance S qui est donc issue de 4 générations de croisements intrafamiliaux.

c) *Descendance I* : la plante n° 7 de la famille IV $C_3$ a été autofécondée. Les graines issues de cette autofécondation constituent la descendance I, fortement consanguine puisque l'autofécondation fait suite à 3 générations de croisements intrafamiliaux, sans castration, dans lesquels l'autofécondation était loin d'être négligeable.

Le tableau 5 présente les résultats des dénombrements chromosomiques effectués pour ces trois descendances. La valeur du $\chi^2$ d'homogénéité calculé sur les effectifs ($\chi^2 = 3{,}64$ ; $0{,}20 > P > 0{,}10$) n'autorise pas à admettre que les données forment un ensemble hétérogène. On peut cependant noter que la descendance la plus inbred renferme le plus faible taux d'individus aneuploïdes tandis que les deux autres se situent sensiblement au même niveau.

TABLEAU 5

*Influence du niveau de consanguinité sur la fréquence des aneuploïdes*

Test d'homogénéité sur les effectifs : $\chi^2 = 3{,}64$ ; $0{,}20 > P > 0{,}10$.

| Descendances | Euploïdes (%) | Aneuploïdes (%) | Effectifs observés |
|---|---|---|---|
| H (Hybride) ..... | 49,0 | 51,0 | 51 |
| S (Frère-sœur) ..... | 45,5 | 54,6 | 33 |
| I (Autofécondation) ... | 65,1 | 34,9 | 43 |

Nos observations portent sur des effectifs faibles. Elles peuvent néanmoins se rapprocher de celles de Ising (1967) qui constate, chez l'Orge autotétraploïde, une augmentation de la fréquence des individus aneuploïdes dans les générations qui suivent une hybridation. Ces observations signifient peut-être que les zygotes aneuploïdes trop déséquilibrés sont plus fréquemment éliminés chez les plantes consanguines que chez les individus hybrides.

On peut également constater que, toutes nos plantes femelles étant euploïdes, la descendance qui renferme la proportion la plus élevée d'individus aneuploïdes est celle pour laquelle une partie du pollen avait pour origine des individus aneuploïdes.

## VI. — FRÉQUENCE DES EUPLOÏDES DANS LES DESCENDANCES DES DIFFÉRENTS TYPES DE CROISEMENTS RÉALISABLES DANS UNE POPULATION DE TRÈFLE VIOLET AUTOTÉTRAPLOÏDE

Pour cette étude, nous avons utilisé la famille IV ($C_2$), seule famille capable de produire une descendance suffisamment importante pour un nombre relativement faible de pollinisations individuelles. Parmi les différents types de croisements possibles, nous n'avons retenu, pour cette étude, que ceux qui impliquaient des plantes à 27, 28, 29 et 30 chromosomes sachant que ces plantes représentent environ 98 p. 100 d'une population importante de trèfle violet autotétraploïde (voir tabl. 2). La descendance d'un croisement de type 31 × 31 complète les données de cette étude.

Le dispositif expérimental a été conçu de telle sorte que les résultats puissent être interprétés sous forme d'un essai blocs à 2 répétitions de 15 plantes et à l'aide d'une analyse de type diallèle après que les résultats obtenus en pourcentages (tabl. 6)

TABLEAU 6

*Composition des descendances de différents types de croisements*

| Parent ♀ | Parent ♂ 27 | 28 | 29 | 30 | Moyenne |
|---|---|---|---|---|---|
| 27 | *10,0* **66,7** 23,3 | *20,0* **33,3** 46,7 | *6,7* **63,3** 30,0 | *26,7* **40,0** 33,3 | *15,8* **50,8** 33,3 |
| 28 | *13,3* **50,0** 36,7 | *10,0* **43,3** 46,7 | *13,3* **43,3** 43,3 | *6,7* **43,3** 50,0 | *10,8* **45,0** 44,2 |
| 29 | *13,3* **20,0** 66,7 | *0* **46,7** 53,3 | *13,3* **53,3** 33,3 | *3,3* **43,3** 53,3 | *7,5* **40,8** 51,6 |
| 30 | *6,7* **20,0** 73,3 | *0* **6,7** 93,3 | *10,0* **13,3** 76,7 | *0* **33,3** 66,7 | *4,2* **18,3** 77,5 |
| Moyenne | *10,8* **39,2** 50,0 | *7,5* **32,5** 60,0 | *10,8* **43,3** 45,8 | *9,2* **40,0** 50,8 | |

Fréquence des catégories rencontrées dans la descendance :
Hypoploïdes (en haut, à gauche de chaque case).
Euploïdes (au milieu de chaque case).
Hyperploïdes (en bas, à droite de chaque case).

Les calculs sont effectués après transformation de ces valeurs en arc $\sin\sqrt{x\ \%}$.

aient subi la transformation angulaire arc sin. $\sqrt{x}$. Un certain nombre de comparaisons pouvant apporter des renseignements complémentaires ont été faites à l'aide de tests d'homogénéité.

Effectuée selon le modèle I décrit par GRIFFING (1956) en utilisant la fréquence des individus euploïdes présents dans la descendance d'un type de croisement, l'analyse diallèle met en évidence comme significatives, deux causes de variation : l'aptitude générale et l'effet réciproque (tabl. 7).

TABLEAU 7

*Aptitude à former des individus euploïdes* (analyse diallèle des résultats du tableau 6)

| Causes de variation | Somme des carrés | Degrés de liberté | Carré moyen | F | Signification |
|---|---|---|---|---|---|
| Aptitude générale | 432,27 | 3 | 144,09 | 5,23 | 0,025 |
| Aptitude particulière | 250,90 | 6 | 41,82 | 1,52 | NS |
| Croisements réciproques | 920,18 | 6 | 153,36 | 5,57 | 0,01 |
| Résiduelle | | 15 | 27,53 | | |

L'importance prise au sein de la variation totale par *l'aptitude générale* à former des euploïdes et l'absence de signification statistique pour l'aptitude particulière traduisent le fait que la composition de la descendance d'une plante, jugée à travers sa participation comme mâle et comme femelle dépend avant tout de son nombre de chromosomes et beaucoup moins du nombre de chromosomes de son partenaire (tabl. 8).

TABLEAU 8

*Aptitude générale à la combinaison*
*Composition des descendances, le sens des croisements étant confondu.*

| | Nombres chromosomiques d'un des parents | | | |
|---|---|---|---|---|
| Descendants | 27 | 28 | 29 | 30 |
| Hypoploïdes | 13,3 | 9,1 | 9,1 | 6,7 |
| Euploïdes | 45,0 | 38,7 | 42,0 | 29,1 |
| Hyperploïdes | 41,6 | 52,1 | 48,7 | 64,1 |

Les tests $\chi^2$ effectués sur les effectifs montrent que les descendances des individus à 27, 28 et 29 chromosomes ne diffèrent pas significativement entre elles mais sont différentes de celles des individus à 30 chromosomes. La composition de ces descendances, sens des croisements confondus, est indiquée dans le tableau 8.

*L'effet réciproque* met en évidence de façon très nette l'incidence du sens du croisement et souligne une fois de plus le rôle prépondérant de la plante femelle. On peut penser se trouver en présence de l'aptitude à former des gamètes équilibrés.

L'importance de cette notion est considérable pour les ovules et, par contre, réduite dans le cas du pollen, le pollen équilibré ayant sans doute un avantage sélectif marqué.

L'examen du *comportement en tant que femelle* montre comme ci-dessus que les descendances des individus à 27, 28, 29 chromosomes ne sont pas différentes entre elles mais sont différentes de celles des individus à 30 chromosomes. Un croisement entre deux plantes à 31 chromosomes confirme pleinement cette tendance (fig. 1).

Bien que les différences ne soient pas significatives, on est cependant surpris de constater que le classement pour l'aptitude à former une proportion élevée d'individus euploïdes s'établit sous la forme $27 \geqslant 28 \geqslant 29$. Si le classement $28 \geqslant 29 > 30$ peut sans doute aisément s'expliquer par la fréquence des gamètes femelles équilibrés que forment les diverses plantes, cette notion ne parvient pas à expliquer le résultat $27 \geqslant 28$.

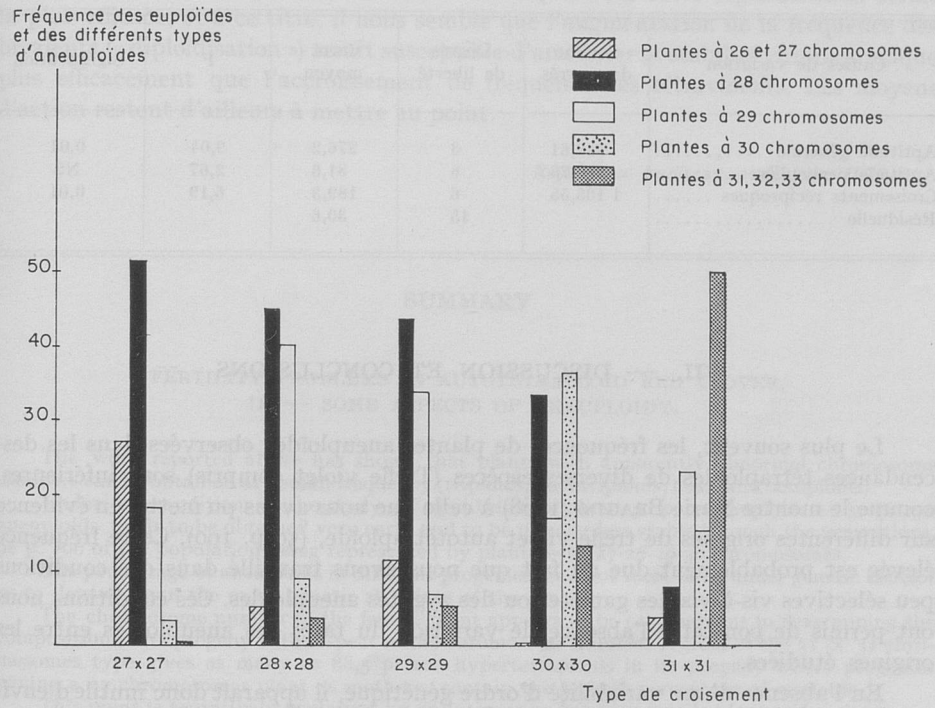



*Fig. 1. Histogramme des fréquences des euploïdes et des aneuploïdes dénombrés dans les descendances de croisements entre plantes de mêmes nombres chromosomiques.*

Dans ce dernier cas, il faut admettre que les gamètes femelles euploïdes ont un avantage marqué ou, ce qui est peut-être plus vraisemblable, que cet avantage joue en faveur des embryons euploïdes. L'avortement au stade embryonnaire jouerait alors un rôle important dans la constitution de la descendance. Peut-être même faut-il faire appel à des degrés divers de cet avantage en fonction du nombre de chromosomes de la plante femelle. On expliquerait ainsi l'absence de supériorité des plantes à 28 chromosomes, supériorité qui paraissait *à priori* vraisemblable.

Le tableau 6 indique également les résultats enregistrés quant aux proportions d'hyperploïdes et d'hypoploïdes. L'analyse réalisée pour les hyperploïdes conduit aux mêmes résultats que précédemment (tabl. 9).

A titre indicatif, la figure 1 montre la répartition de la descendance pour les cinq croisements réalisés entre plantes de même nombre chromosomique. Il est assez remarquable de constater que, dans la descendance du croisement 31 × 31, les plantes euploïdes sont devenues très peu fréquentes.

L'aneuploïdie aurait donc tendance à s'auto-entretenir ce qui risquerait de devenir dangereux si les conditions naturelles ne jouaient pas en faveur des euploïdes et ne maintenaient pas certains aneuploïdes à un taux assez bas.

TABLEAU 9

*Aptitude à former des individus hyperploïdes* (analyse diallèle des résultats du tableau 6)

| Causes de variation | Somme des carrés | Degrés de liberté | Carré moyen | F | Signification |
|---|---|---|---|---|---|
| Aptitude générale ..... | 828,61 | 3 | 276,2 | 9,04 | 0,01 |
| Aptitude particulière ..... | 489,76 | 6 | 81,6 | 2,67 | NS |
| Croisements réciproques ..... | 1 135,55 | 6 | 189,3 | 6,19 | 0,01 |
| Résiduelle ..... | | 15 | 30,6 | | |

## VII. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Le plus souvent, les fréquences de plantes aneuploïdes observées dans les descendances tétraploïdes de diverses espèces (Trèfle violet compris) sont inférieures, comme le montre Marie Bragdø (1968) à celle que nous avons pu mettre en évidence sur différentes origines de trèfle violet autotétraploïde, (50 p. 100). Cette fréquence élevée est probablement due au fait que nous avons travaillé dans des conditions peu sélectives vis-à-vis des gamètes ou des zygotes aneuploïdes. Ces conditions nous ont permis de constater l'absence de variation du taux des aneuploïdes entre les origines étudiées.

En l'absence d'une variabilité d'ordre génétique, il apparaît donc inutile d'envisager un effort de sélection en vue d'éliminer ou simplement de diminuer la fréquence des individus aneuploïdes

La mise en évidence de la réalisation d'un équilibre euploïdes-aneuploïdes n'est pas un fait nouveau. Bosemark (1966) a constaté un phénomène analogue chez la betterave pour un taux de 35 à 40 p. 100 d'aneuploïdes, alors que sur la même espèce, Mitsuiski (1965) situait cet équilibre entre 16 et 30 p. 100. Il est probable qu'un tel équilibre existe chez la plupart des polyploïdes artificiels mais que les conditions de milieu, plus ou moins sélectives, contribuent à le déplacer. Ceci démontre qu'il est vain, pour le sélectionneur, d'attendre une régression de l'aneuploïdie en augmentant le nombre de générations de multiplication après le doublement. Après

25 générations (doublement effectué en 1938), METTIN et TSCHAWDAROFF (1966) observent encore 40 à 45 p. 100 d'aneuploïdes chez l'Orge. Des conditions de milieu particulièrement défavorables peuvent certainement diminuer assez fortement le taux des aneuploïdes, mais cette diminution n'est valable que pour la génération suivant immédiatement celle où s'est exercée la pression de sélection.

Nous avons pu constater aussi qu'une sélection de parents à 28 chromosomes ne diminue pas la fréquence des aneuploïdes dans les descendances, et que le gamète femelle joue un rôle prépondérant dans la réalisation de l'aneuploïdie tandis que le pollen euploïde semble bénéficier d'un avantage sélectif important.

L'aneuploïdie, conséquence directe des anomalies de la méiose, ne semble pas contrôlée par des facteurs génétiques. Il nous paraît difficile d'éliminer les individus aneuploïdes d'une population de trèfle violet par les voies de la sélection. Seule une régularisation de la méiose devrait permettre de diminuer le nombre des aneuploïdes de façon durable. On peut se demander dans quel sens cette régularisation serait la plus efficace, et à ce titre, il nous semble que l'augmentation de la fréquence des bivalents (« diploïdisation ») serait susceptible d'améliorer la stabilité chromosomique plus efficacement que l'accroissement de fréquence des tétravalents. Les moyens d'action restent d'ailleurs à mettre au point.

*Reçu pour publication en juin 1970.*

## SUMMARY

FERTILITY PROBLEMS IN AUTOTETRAPLOID RED CLOVER.
II. — SOME ASPECTS OF ANEUPLOIDY.

The work reported above has shown that plants with apparently abnormal chromosome numbers can be obtained at a small frequency (triploids, aneutriploids, hexa-and octoploids).

Under the conditions of the study an equilibrium of about 50 p. 100 euploids — 50 p. 100 aneuploids tends to be obtained very early and to be more or less stable through the generations, 98 p. 100 of the population being represented by plants with 27-28-29-30 chromosomes.

The percentage of aneuploids in different progenies does not seem to be under genetic control or to depend upon the mean genetic structure of the progeny.

The chromosome number of the female plant appears to be predominant in determining the composition of its progeny with respect to the chromosome number. A cross of the 31 × 31 chromosomes type gives as many as 88,5 p. 100 hypertetraploids in its progeny where progenies having a 27 chromosomes plant as mothers, contain the highest percentage of euploids.

This point is tentatively explained by an interaction between female plant and embryo.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOSEMARK N. G., 1966. On the origin and consequences of aneuploidy in triploid and tetraploid sugar beet. *Rev. Inst. internation. Rech. better.*, **2** (1), 9-34.

BRAGDØ Marie, 1968. Autotetraploidenes fertilitet. *Forsk Forsok. Landbruk.*, **19** (3), 313-331.

ELLERSTRÖM S., SJÖDIN J., 1966. Frequency and vitality of aneuploids in a population of tetraploid red clover. *Hereditas*, **55** (12), 166-182.

GRIFFING B., 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crosses systems. *Austral. J. biol. Sci.*, **9**, 463-493.

ISING G., 1967. Fertility and heterosis in tetraploid barley. *Hereditas*, **57**, 327-332.

JULEN G., 1954. Aspects de la sélection du trèfle violet tétraploïde (particulièrement en ce qui concerne le problème du grainage). *Europ. Grassl. Confer.*, Paris, O. E. E. C., 76-79.

MAIZONNIER D., 1968. Utilisation du froid comme agent préfixateur pour les comptages chromosomiques sur apex radiculaires de trèfle violet autotétraploïdes. *Ann. Amélior. Plantes*, **18** (1), 81-84.

MAIZONNIER D., 1969. Quelques aspects de la triploïdie chez le Trèfle violet. *Ann. Amélior. Plantes*, **19** (3), 277-288.

METTIN D., TSCHAWDAROFF G. A., 1966. Untersuchungen über die Häufigkeit und Weitergabe aneuploider Typen bei autotetraploider Gerste. *Züchter*, **36** (3), 98-103.

MITSUISKI S., 1965. Equilibrium system of eu and aneuploid in the tetraploid lines of sugar beet (en japonais). *Jap. J. Breed.*, **15** (4), 253-259.

PICARD J., MAIZONNIER D., BERTHAUT J., 1970. Le manque de fertilité chez le trèfle violet autotétraploïde (*Trifolium pratense* L.) I. Étude de quelques aspects héréditaires. *Ann. Amélior. Plantes*, **20** (4), 391-406.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20**(4), 421-431.

# LE MANQUE DE FERTILITÉ CHEZ LE TRÈFLE VIOLET AUTOTÉTRAPLOÏDE (*TRIFOLIUM PRATENSE* L.)

## III. — ÉTUDE COMPARÉE DE LA FERTILITÉ DES EUPLOÏDES ET DES ANEUPLOÏDES

D. MAIZONNIER, J. PICARD et J. BERTHAUT
avec la collaboration technique d'Annie MŒSSNER

*Station d'Amélioration des Plantes,*
*Centre de Recherches de Dijon*
*Institut national de la Recherche agronomique*

RÉSUMÉ

Dans différentes origines de trèfle violet autotétraploïde, l'étude comparée de la fertilité de plantes euploïdes et aneuploïdes, à l'aide de trois séries d'expériences réalisées en conditions naturelles ou contrôlées, a montré que l'aneuploïdie contribue à abaisser la fertilité de façon variable.

La fertilité d'un croisement est fortement influencée par le nombre chromosomique du parent femelle ; l'importance du parent mâle est amoindrie par le fait que le pollen euploïde semble bénéficier d'un avantage sélectif marqué.

Cette étude nous a permis d'estimer la fertilité de populations variables quant à leurs fréquences d'individus aneuploïdes.

## INTRODUCTION

L'aneuploïdie étant reconnue comme l'un des facteurs susceptibles de contribuer à abaisser la fertilité des autotétraploïdes, il nous a paru nécessaire d'essayer d'en préciser quantitativement les effets sur un matériel bien défini de trèfle violet autotétraploïde dans des conditions naturelles et artificielles.

Les résultats de trois types d'expériences dont les principes sont les suivants apportent des éléments de réponse de plus en plus précis à ce problème.

1° Comparaison de la fertilité, observée en conditions naturelles, d'isolements de plantes euploïdes, de plantes aneuploïdes, et des mêmes plantes euploïdes et aneuploïdes en mélange.

2° Comparaison de la fertilité et de l'autofertilité, mesurées en conditions artificielles, chez les euploïdes et les aneuploïdes de familles multipliées en croisements intrafamiliaux, jusqu'à la quatrième ou cinquième génération après le doublement chromosomique.

3° Étude de la fertilité, en conditions contrôlées, des types de croisements possibles entre plantes possédant les différents nombres chromosomiques habituellement rencontrés dans une population de trèfle violet autotétraploïde.

## REVUE DES TRAVAUX ANTÉRIEURS

La plupart des auteurs ayant abordé l'étude des problèmes posés par la présence d'individus aneuploïdes chez les formes polyploïdes de différentes espèces ont constaté que ceux-ci étaient non seulement moins fertiles mais aussi fréquemment moins vigoureux (Marie BRADGO, 1968).

AASTVEIT (1963) attribue aux aneuploïdes de Seigle une diminution globale de fertilité voisine de 15 p. 100. Chez la même espèce MORRISON (1956) avait obtenu 81,3 p. 100 de fertilité pour les plantes euploïdes ($2n = 28$) alors que les individus à 27, 29 et 30 chromosomes avaient respectivement des fertilités de 62,2 ; 69,1 et 70,1 soit en valeurs relatives 76,4 ; 85,0 et 86,2 si on donne à la fertilité des euploïdes la valeur 100.

Mechtild ROMMEL (1965), chez la Betterave, a enregistré une fertilité inférieure (65,5 à 96,4 p. 100) chez des variétés contenant des euploïdes et des aneuploïdes, comparées à des lots de plantes euploïdes ; BOSEMARK (1960) donne des résultats plus précis et indique que les plantes aneuploïdes à 35 et 37 chromosomes fournissent respectivement 55 et 68 p. 100 des graines produites par des plantes à 36 chromosomes.

Chez l'Orge, Mechtild ROMMEL (1961) et METTIN et TSCHAWDAROFF (1966) montrent que l'aneuploïdie est responsable d'une grande partie du manque de fertilité des autotétraploïdes.

Enfin, chez le Trèfle violet, les résultats les plus précis sont ceux de ELLERSTRÖM et SJÖDIN (1966) qui ont effectué des croisements artificiels entre euploïdes d'une part et entre différents aneuploïdes d'autre part. Les croisements entre individus à 28 chromosomes ont eu une fertilité de 55 p. 100 alors que les croisements 26 × 26, 27 × 27, 29 × 29 et 30 × 30 ont donné respectivement les valeurs suivantes : 31, 42, 44 et 33.

## I. — ESTIMATION EN CONDITIONS NATURELLES DE LA DIMINUTION DE FERTILITÉ DUE AUX ANEUPLOÏDES

### 1. *Matériel et méthodes*

Cette expérience a été poursuivie pendant deux années dans des conditions naturelles. Nous avons choisi deux familles, l'une fertile (IV), l'autre peu fertile (VIII) au sein desquelles nous avons effectué des dénombrements chromosomiques (MAIZONNIER, PICARD, 1970) destinés à séparer les deux groupes, euploïdes d'une part, aneuploïdes d'autre part. Au stade rosette,

les plantes ont été partagées en deux moitiés dont l'une a été mise dans un isolement euploïde ou aneuploïde suivant le nombre chromosomique de la plante dont elle est issue et l'autre dans un isolement formé des deux types de plantes. Pour chaque famille, nous obtenons ainsi trois isolements (euploïde, aneuploïde et euploïde + aneuploïde) ; l'isolement complet contient les mêmes génotypes que chacun des isolements partiels. Nous éliminons ainsi l'effet vraisemblable de différences de fertilité entre individus.

En 1967, une $C_2$ des deux familles a été ainsi utilisée en isolements géographiques répartis en respectant un éloignement minimal de 500 m entre chaque isolement. Un certain nombre de marquages contemporains pour les six isolements a permis de mesurer la fertilité pour une même période de pollinisation.

En 1968, la génération suivante ($C_3$) a fourni le matériel nécessaire à la réalisation de six nouveaux isolements. Du fait des difficultés rencontrées en 1967 (voir plus loin) nous avons utilisé des cages métalliques grillagées anti-insectes. Au moment de la floraison, des bourdons (*Bombus lapidarius* exclusivement) capturés sur de grandes parcelles cultivées en tournesol, ont été introduits trois fois de suite dans les cages, à intervalles d'une semaine, proportionnellement au nombre de plantes contenues dans chaque isolement. Le marquage des inflorescences en pleine floraison a été effectué au moment de l'introduction des pollinisateurs.

Les résultats de fertilité sont exprimés en nombre de graines par inflorescence, le but de cette expérience n'étant pas de connaître la fertilité absolue des plantes mais de comparer leur fertilité dans des conditions de voisinage différentes.

## 2. *Résultats et discussion*

Les expériences rapportées ici avaient pour but d'obtenir dans les conditions naturelles une estimation chiffrée de la baisse de fertilité qu'on pouvait attendre du fait de l'aneuploïdie. A ce titre, les résultats indiqués dans les tableaux 1, 2, 3 et 4 sont assez décevants malgré un mode expérimental mieux contrôlé en 1968. Nous avons cru cependant utile de les mentionner. Ceux qui sont corrects donnent l'ordre de grandeur de la diminution de fertilité ; les autres soulignent les difficultés rencontrées dans ce type d'expérimentation.

TABLEAU I

*Fertilité comparée des isolements euploïdes et aneuploïdes*

Dans les tableaux 1, 2, 3 et 4 les chiffres entre parenthèses dans les colonnes (1) et (2) sont les effectifs utilisés pour calculer les valeurs moyennes de fertilité

| Année | Famille Génération | Euploïdes (1) | Aneuploïdes (2) | $t$ (1) — (2) | Signification | Rapport (1)/(2) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1967 | IV $C_2$ | 30,1 (13) | 16,0 (20) | 2,53 | 0,02 > P > 0,01 | 1,9 |
| | VIII $C_2$ | 2,0 (14) | 0,5 (7) | 2,42 | 0,05 > P > 0,02 | 4,0 |
| 1968 | IV $C_3$ | 15,6 (22) | 3,2 (7) | 2,75 | 0,02 > P > 0,01 | 4,9 |
| | VIII $C_3$ | 1,2 (11) | 0,3 (15) | 1,93 | 0,1 > P > 0,05 | 4,0 |

Le tableau 1 montre nettement la fertilité plus grande des isolements « euploïdes » par rapport à celle des isolements « aneuploïdes » tandis que l'examen du rapport (fertilité des euploïdes/fertilité des aneuploïdes) fait apparaître une variation importante dans la participation de l'aneuploïdie à la baisse de fertilité.

Le tableau 2 compare la fertilité des isolements « euploïdes » à celle des isolements

TABLEAU 2

*Fertilité comparée des isolements euploïdes et euploïdes + aneuploïdes*

| Année | Famille Génération | Euploïdes (1) | Euploïdes + Aneuploïdes (2) | $t$ (1) — (2) | Signification |
|---|---|---|---|---|---|
| 1967 | IV $C_2$ | 30,1 (13) | 41,7 (30) | 1,87 | $0,1 > P > 0,05$ |
| | VIII $C_2$ | 2,0 (14) | 1,4 (24) | 0,57 | $0,6 > P > 0,5$ |
| 1968 | IV $C_3$ | 15,6 (22) | 6,7 (31) | 2,60 | $0,02 > P > 0,01$ |
| | VIII $C_3$ | 1,2 (11) | 1,3 (20) | 0,62 | $0,6 > P > 0,5$ |

TABLEAU 3

*Fertilité comparée des plantes euploïdes dans l'isolement euploïdes et dans l'isolement euploïdes + aneuploïdes*

| Année | Famille Génération | Euploïdes (1) | Euploïdes dans Eupl. + Aneupl. | $t$ (1) — (2) | Signification |
|---|---|---|---|---|---|
| 1967 | IV $C_2$ | 30,1 (13) | 47,1 (19) | 2,63 | $0,02 > P > 0,01$ |
| | VIII $C_2$ | 2,0 (14) | 1,8 (15) | 0,36 | $0,8 > P > 0,7$ |
| 1968 | IV $C_3$ | 15,6 (22) | 8,1 (23) | 2,67 | $P < 0,01$ |
| | VIII $C_3$ | 1,2 (11) | 1,6 (9) | 0,95 | $0,4 > P > 0,3$ |

TABLEAU 4

*Fertilité comparée des plantes aneuploïdes dans l'isolement aneuploïdes et dans l'isolement euploïdes + aneuploïdes*

| Année | Famille Génération | Aneuploïdes (1) | Aneuploïdes dans Euploïdes + Aneuploïdes (2) | $t$ (1) — (2) | Signification |
|---|---|---|---|---|---|
| 1967 | IV $C_2$ | 16,0 (20) | 32,3 (11) | 2,29 | $0,05 > P > 0,02$ |
| | VIII $C_2$ | 0,5 (7) | 0,7 (9) | 0,53 | $0,7 > P > 0,6$ |
| 1968 | IV $C_3$ | 3,2 (7) | 2,6 (8) | 0,55 | $0,6 > P > 0,5$ |
| | VIII $C_3$ | 0,3 (15) | 1,1 (11) | 2,81 | $P < 0,01$ |

« euploïdes + aneuploïdes » correspondants. Pour les raisons évoquées ci-dessous (1967), seule la troisième ligne renferme des résultats valables et significatifs.

La même remarque mérite d'être faite pour le tableau 3 qui compare la fertilité moyenne des mêmes plantes euploïdes dans des isolements « euploïdes » et « euploïdes + aneuploïdes ». Quant aux résultats du tableau 4, comparaison de la fertilité moyenne des individus aneuploïdes dans des isolements « aneuploïdes » et « euploïdes + aneuploïdes » leur valeur est très discutable.

Trois causes principales nous paraissent en jeu pour expliquer ces échecs partiels. Nous les citons dans la mesure où elles nous semblent intéressantes :

— en 1967, en conditions d'isolement géographique, la fertilité de l'isolement IV $C_2$ « euploïdes + aneuploïdes » est nettement supérieure à celle de l'isolement « euploïdes ». Le premier était situé au voisinage immédiat d'un important rucher d'abeilles domestiques. Sans doute, dans le contexte de notre expérience, l'efficacité pollinisatrice des abeilles a-t-elle été supérieure à ce qui est généralement admis, faussant ainsi les conditions de nos expériences ;

— en 1968, des conditions climatiques médiocres (été froid et humide) et des conditions de pollinisation peu satisfaisantes (insectes isolés) ont fait que la fertilité des plantes $C_3$ utilisées a été inférieure à celle des $C_2$ en 1967 ;

— enfin, même effectuée dans des conditions expérimentales aussi rigoureuses que possible une telle comparaison de fertilité ne peut atteindre une grande précision. Il importe donc, en outre, que le matériel végétal soit assez sensible, c'est-à-dire d'un niveau de fertilité assez élevé.

Ainsi, là où les résultats sont valables, les tendances attendues se dessinent : fertilité des euploïdes inférieure à celle des aneuploïdes, participation des aneuploïdes à la diminution de fertilité d'une population mixte mais dans la plupart des cas, nous n'avons pu parvenir à une estimation chiffrée satisfaisante.

## II. — FERTILITÉ ET AUTOFERTILITÉ DES INDIVIDUS EUPLOÏDES ET ANEUPLOÏDES DÉNOMBRÉS DANS LES GÉNÉRATIONS MULTIPLIÉES EN CROISEMENTS INTRAFAMILIAUX

### 1. *Matériel et méthodes*

Les cinq familles pour lesquelles nous avons établi les fréquences d'euploïdes et d'aneuploïdes (Maizonnier, Picard, 1970) ont été multipliées pendant quatre ou cinq générations en chambre climatisée 20 °C, 16 h de lumière artificielle), de la manière suivante : au moment de la floraison un certain nombre d'inflorescences sont prélevées et le pollen extrait des fleurs est récolté dans un petit récipient. Ce pollen, mélangé, est repris pour polliniser 100 à 150 fleurs individuelles réparties sur 2 ou 3 inflorescences de chacune des plantes de la même famille. Parallèlement, sur des inflorescences différentes, le même nombre de fleurs par plante est autofécondé. En récoltant et en battant chaque inflorescence individuellement, il est ainsi possible d'obtenir une moyenne de fertilité et d'autofertilité (exprimées en graines récoltées pour 100 fleurs pollinisées) pour chacune des plantes et finalement pour les deux groupes, euploïdes et aneuploïdes, au sein de chaque génération.

### 2. *Résultats et discussion*

Le tableau 5 résume l'ensemble des résultats obtenus sur un total de 20 populations réparties dans les 5 familles étudiées. A une seule exception près (VIII $C_4$), les

TABLEAU 5. — *Comparaison des plantes euploïdes et aneuploïdes des familles multipliées par croisements intrafamiliaux en ce qui concerne les moyennes de fertilité et d'autofertilité*

| Famille | Génération | Fertilité | | | | Autofertilité | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Moyenne Euploïdes (1) | Moyenne Aneupl. (2) | Signification du test *t* | Rapport (1)/(2) | Moyenne Euploïdes (1) | Moyenne Aneupl. (2) | Signification du test *t* | Rapport (1)/(2) |
| IV | $C_1$ | 15,0 | 12,8 | 0,8 > P > 0,7 | 1,2 | 19,0 | 13,0 | 0,7 > P > 0,6 | 1,5 |
| | $C_2$ | 31,3 | 28,2 | 0,8 > P > 0,7 | 1,1 | 36,0 | 21,1 | 0,2 > P > 0,1 | 1,7 |
| | $C_3$ | 41,8 | 23,8 | 0,1 > P > 0,05 | 1,7 | 33,7 | 16,0 | 0,1 > P > 0,05 | 2,1 |
| | $C_4$ | 47,8 | 36,1 | 0,1 > P > 0,05 | 1,3 | 58,2 | 33,1 | P < 0,01 | 1,7 |
| | $C_5$ | 50,3 | 22,2 | P < 0,01 | 2,3 | 41,1 | 20,6 | P < 0,01 | 2,0 |
| VIII | $C_2$ | 1,3 | 0,4 | 0,1 > P > 0,05 | 3,2 | 1,0 | 0,8 | P > 0,9 | 1,2 |
| | $C_3$ | 1,1 | 1,0 | 0,7 > P > 0,6 | 1,1 | 1,3 | 1,2 | 0,8 > P > 0,7 | 1,1 |
| | $C_4$ | 2,8 | 4,0 | — | 0,7 | 8,7 | 6,4 | P > 0,9 | 1,3 |
| | $C_5$ | 21,3 | 14,2 | 0,2 > P > 0,1 | 1,5 | 17,7 | 15,4 | P > 0,9 | 1,1 |
| IX | $C_1$ | 3,8 | 1,0 | 0,2 > P > 0,1 | 3,8 | 1,1 | 0,3 | 0,6 > P > 0,5 | 3,7 |
| | $C_2$ | 4,7 | 2,9 | 0,3 > P > 0,2 | 1,6 | 3,6 | 1,4 | 0,5 > P > 0,4 | 2,6 |
| | $C_3$ | 11,4 | 6,5 | 0,05 > P > 0,02 | 1,7 | 4,3 | 3,2 | 0,8 > P > 0,7 | 1,3 |
| | $C_4$ | 8,2 | 3,7 | 0,05 > P > 0,02 | 2,2 | 7,4 | 2,8 | 0,1 > P > 0,05 | 2,6 |
| | $C_5$ | 14,1 | 4,7 | P < 0,01 | 3,0 | 9,7 | 3,1 | P < 0,01 | 3,1 |
| X | $C_2$ | 26,9 | 18,6 | 0,2 > P > 0,1 | 1,4 | 20,0 | 15,4 | 0,5 > P > 0,4 | 1,3 |
| | $C_3$ | 38,6 | 17,0 | P < 0,01 | 2,3 | 33,6 | 18,3 | P < 0,01 | 1,8 |
| | $C_4$ | 20,2 | 13,5 | 0,1 > P > 0,05 | 1,5 | 27,3 | 18,2 | P < 0,01 | 1,5 |
| XI | $C_2$ | 25,1 | 9,0 | P < 0,01 | 2,8 | 17,1 | 3,9 | 0,1 > P > 0,05 | 4,4 |
| | $C_3$ | 34,4 | 5,5 | P < 0,01 | 6,2 | 31,5 | 7,1 | P < 0,01 | 4,4 |
| | $C_4$ | 26,0 | 10,0 | 0,05 > P > 0,02 | 2,6 | 24,1 | 10,3 | P < 0,01 | 2,3 |

aneuploïdes se sont révélés moins fertiles en moyenne que les euploïdes, les différences n'étant d'ailleurs pas toujours significatives. Cette absence de signification peut trouver son origine dans le fait que des plantes aneuploïdes, surtout parmi celles qui possèdent 29 chromosomes, ont une fertilité assez bonne et que, par contre, des plantes euploïdes de même origine génétique sont très peu fertiles. La mauvaise fertilité d'une plante pour laquelle on a dénombré 28 chromosomes peut s'expliquer par le fait que ce nombre chromosomique apparemment euploïde peut être issu de l'union de deux gamètes aneuploïdes dont la somme des nombres chromosomiques est égale à 28. Cette idée a déjà été émise par JULEN (1954). Sous une apparence euploïde, de telles plantes dont la détection cytologique est impossible par simple dénombrement chromosomique sur racines, ont en réalité un comportement méiotique d'aneuploïdes. De ce fait leur faible fertilité ne doit pas surprendre.

Cette expérience permet d'apporter quelques précisions quant à l'importance relative des deux gamètes dans la détermination du niveau de fertilité d'une plante. En effet, dans les croisements intrafamiliaux le même mélange de pollen a été apporté sur les stigmates des plantes euploïdes et aneuploïdes. La diminution de fertilité enregistrée chez les aneuploïdes n'est imputable qu'à la nature, aux potentialités du gamète femelle et au résultat de sa fusion avec le gamète mâle.

Par contre, l'autofécondation met en jeu deux gamètes qui sont issus de la même plante, euploïde ou aneuploïde. Il serait donc normal que les différences euploïdes-aneuploïdes soient plus accusées pour l'autofertilité. Le tableau 5 montre qu'il y a pratiquement autant de différences significatives dans les deux cas et que la moyenne des valeurs du rapport de fertilité s'établit sensiblement au même niveau. Cette observation signifie probablement que le pollen euploïde a un avantage compétitif sur le pollen aneuploïde lorsqu'ils sont déposés en mélange sur un stigmate. L'aneuploïdie des gamètes femelles jouerait ainsi un rôle prépondérant dans la diminution de fertilité d'une plante tétraploïde. Cette observation expliquerait aussi que la fréquence des aneuploïdes dans une population soit inférieure à celle que l'on peut calculer connaissant le taux de gamètes mâles et femelles aneuploïdes formés.

Enfin, comme l'avait déjà montré le tableau 1 le rapport des fertilités (euploïdes/aneuploïdes) met en évidence une grande variabilité dans la baisse de fertilité imputable aux individus aneuploïdes (tabl. 5). Une partie de cette variation peut être attribuée à des différences dans les nombres et les types d'aneuploïdes d'une génération à l'autre ; le reste de la variation n'est probablement pas entièrement dû à l'inconstance de l'effet aneuploïdie mais à d'autres facteurs, non contrôlés dans notre expérience, pouvant agir sur la fertilité.

## III. — ANALYSE DIALLÈLE DE LA FERTILITÉ EN FONCTION DES NOMBRES CHROMOSOMIQUES PARENTAUX

### 1. *Matériel et méthodes*

Pour fournir des résultats exploitables, une telle analyse ne pouvait s'appliquer qu'à du matériel suffisamment fertile et aussi homogène que possible quant à la fertilité ou tout au moins quant à son déterminisme génétique. La famille IV $C_2$ que nous avons choisie, répondait à ces critères.

Après dénombrement chromosomique, les plantes ont été placées en conditions de culture contrôlées (durée du jour 16 h, température 20°C). Pour chacun des quatre nombres chromosomiques les plus fréquemment rencontrés, trois plantes répondant aux deux critères de simultanéité de floraison et présence d'un minimum d'inflorescences, ont été retenues. Chaque groupe de quatre plantes ayant un nombre chromosomique différent (27, 28, 29, 30 chromosomes) a constitué une répétition au sein de laquelle tous les croisements deux à deux ont été réalisés, sans castration, en contrôlant le nombre de pollinisations effectuées.

### 2. *Résultats et discussion*

Après l'analyse de l'essai bloc, l'analyse diallèle a été conduite selon la méthode décrite par GRIFFING (1956) modèle 1. Cette analyse met en évidence deux causes de variation significatives : l'aptitude générale à la fertilité et l'effet réciproque. L'aptitude particulière n'est pas significative (tabl. 6 et 7).

TABLEAU 6

*Fertilité relative des différents types de croisements*

| Parent ♀ | Parent ♂ 27 | 28 | 29 | 30 | Moyenne |
|---|---|---|---|---|---|
| 27 | *19,4* 38,0 | *14,2* 27,8 | *20,8* 40,8 | *15,4* 30,2 | *17,4* 39,5 |
| 28 | *39,0* 76,5 | *51,0* 100 | *35,8* 70,2 | *50,3* 98,6 | *44,0* 100 |
| 29 | *34,9* 68,4 | *28,9* 56,7 | *33,4* 65,5 | *32,1* 62,9 | *32,3* 73,4 |
| 30 | *31,5* 61,8 | *27,8* 54,5 | *31,4* 61,6 | *12,9* 25,3 | *25,9* 58,9 |
| Moyenne | *31,2* 102,3 | *30,5* 100 | *30,3* 99,3 | *27,7* 90,8 | |

Dans l'angle inférieur droit de chaque case, la fertilité est exprimée en p. 100 de la fertilité du croisement entre individus euploïdes.

Dans ce tableau, les données sont indiquées en nombre de graines pour 100 fleurs. Les calculs, eux, sont effectués après transformation en arc sin $\sqrt{x}$.

TABLEAU 7

*Analyse de la variance de l'essai diallèle*

| Causes de variation | Somme des carrés | Degrés de liberté | Carré moyen | F | Signification |
|---|---|---|---|---|---|
| Aptitude générale | 320,69 | 3 | 106,9 | 7,12 | 0,01 |
| Aptitude particulière | 188,66 | 6 | 31,4 | 2,09 | NS |
| Réciproques | 411,67 | 6 | 68,6 | 4,57 | 0,01 |
| Résiduelle | | 38 | 15,01 | | |

La signification de l'*aptitude générale* à la fertilité en fonction du nombre de chromosomes et l'absence de signification de l'aptitude particulière traduisent le fait qu'en ce qui concerne le rôle du nombre chromosomique, la fertilité est déterminée avant tout par ce nombre et fort peu par le nombre chromosomique des partenaires. On aurait pu, par exemple, penser à une complémentarité entre plantes hypoploïdes et plantes hyperploïdes. De telles associations auraient pu donner naissance à une proportion plus élevée d'embryons euploïdes qui, plus viables, auraient donné lieu à une meilleure fertilité. Il n'en est rien, peut-être, comme il a été dit plus haut, parce que de tels embryons, faux euploïdes, n'ont pas plus de chance de se développer que des embryons aneuploïdes.

*L'effet réciproque* met en évidence de façon très nette la différence de fertilité en fonction du sens du croisement. En tant que source de pollen, les quatre types d'individus ont pratiquement la même valeur. Cette valeur est, par contre, très différente en tant que plantes femelles : leurs fertilités se trouvent dans les rapports 39,5-100-73,4-58,9. Si on admet que les produits de la méiose sont identiques pour la microsporogenèse et la mégasporogenèse (MAIZONNIER, 1969), la cause principale de ce comportement différentiel se situe au niveau des effectifs gamétiques. Même si la fréquence des grains de pollen déséquilibrés et peu viables est élevée, il y a toujours assez de pollen viable pour donner naissance à un embryon. Il n'en est pas de même pour les ovules.

En d'autres occasions, nous avons été amenés à faire d'autres croisements contrôlés entre individus de nombre chromosomique déterminé. Le tableau 8 indique les valeurs enregistrées pour la fertilité dans le cas du diallèle et pour l'ensemble des résultats. Sauf cas particulier, ces deux séries de valeurs sont en assez bonne correspondance.

TABLEAU 8

*Fertilité relative des différents types de croisements*

| Nature des croisements | Fertilité observée dans le diallèle | Fertilité observée pour l'ensemble des croisements effectués |
|---|---|---|
| 27 × 27 ..... | 38,0 | 35,0 |
| 27 × 28 et réciproques .... | 52,1 | 46,7 |
| × 29 et réciproques .... | 54,6 | 67,0 |
| × 30 et réciproques .... | 46,0 | 40,0 |
| 28 × 28 ..... | 100 | 100 |
| × 29 et réciproques .... | 63,4 | 59,5 |
| × 30 et réciproques .... | 76,6 | 80,3 |
| 29 × 29 ..... | 65,5 | 63,1 |
| × 30 et réciproques .... | 62,2 | 59,1 |
| 30 × 30 ..... | 25,3 | 26,0 |

Connaissant d'une part la fréquence des quatre types d'individus qui, dans une population, représentent 98 p. 100 de l'effectif (MAIZONNIER, PICARD, 1970) et d'autre part la fertilité des différents croisements auxquels la panmixie doit conduire, il est

possible d'estimer la fertilité de populations de composition variable quant à leur degré d'aneuploïdie. Le tableau 9 résume les résultats des calculs effectués par référence à la fertilité de croisements entre plantes euploïdes.

TABLEAU 9

*Fertilité de populations contenant des fréquences d'aneuploïdes variables, calculée par rapport à la fertilité de croisements entre plantes euploïdes*

| Fréquence des individus à : | | | | Fertilité d'une population en % d'une population entièrement eupl. |
|---|---|---|---|---|
| 27 chromosomes | 28 chromosomes | 29 chromosomes | 30 chromosomes | |
| 10 | 50 | 30 | 10 | 71,3 |
| 5 | 70 | 20 | 5 | 81,2 |
| 2,5 | 80 | 15 | 2,5 | 87,0 |
| 0 | 80 | 20 | 0 | 87,4 |

On constate qu'une élimination, même partielle, des individus aneuploïdes correspondrait à une amélioration substantielle de la fertilité.

En réalité cette amélioration serait moins nette car la fréquence des différents croisements est fonction du nombre d'inflorescences formées par les plantes et nous savons que ce nombre est inférieur chez les aneuploïdes. Selon ELLERSTRÖM et SJÖDIN (1966) les nombres d'inflorescences par plante sont dans les rapports 45,5, 100, 65,0, 52,4. Tenant compte de ces dernières valeurs, les résultats du tableau 9 deviendraient respectivement 77,6, 86,6, 90,1, 90,4.

## CONCLUSION

La première partie de cet article confirme l'influence néfaste de l'aneuploïdie sur la fertilité, tout en soulignant les difficultés auxquelles on se heurte lorsqu'on expérimente dans des conditions naturelles. Trop de facteurs demeurent incontrôlables.

L'étude, en conditions contrôlées, de la diminution de fertilité et d'autofertilité des plantes aneuploïdes par rapport aux individus euploïdes dans des familles d'origine différente et à plusieurs niveaux de génération, a mis en évidence des différences importantes : on peut les attribuer en partie à des proportions variables des différents aneuploïdes suivant les populations étudiées, et pour une autre part à des facteurs non contrôlés. L'importance de l'aneuploïdie des gamètes femelles dans la réalisation de la fertilité, les gamètes mâles euploïdes jouissant probablement d'un pouvoir compétitif marqué, apparaît assez nettement. L'analyse diallèle de la fertilité en fonction des nombres chromosomiques parentaux confirme cette importance.

Cette expérience nous fournit les bases de calcul pouvant nous permettre d'estimer la diminution théorique de fertilité apportée par un taux d'aneuploïdes donné, en tenant compte de l'aptitude à fleurir de ces aneuploïdes.

Il est indéniable que la disparition des aneuploïdes des populations de trèfle violet autotétraploïde apporterait une nette amélioration de leur fertilité. Cette élimination serait une conséquence directe de la régularisation de la méiose des autotétraploïdes, problème devant lequel nous manquons encore de moyens d'action. Mais, dans la mesure où nous serions capables d'éliminer définitivement les individus aneuploïdes, nous n'aboutirions pas toujours à un niveau de fertilité convenable ; cette opération ne serait rentable que pour les familles génétiquement fertiles. Parmi les causes susceptibles de contribuer à diminuer la fertilité, l'aneuploïdie nous semble avoir relativement moins d'importance que les autres facteurs.

*Reçu pour publication en juillet 1970.*

## SUMMARY

FERTILITY PROBLEMS IN AUTOTETRAPLOID RED CLOVER

III. — COMPARATIVE STUDY OF FERTILITY IN EUPLOID AND ANEUPLOID PLANTS

Using three types of experiments on tetraploid red clover of different origins, the authors have shown that aneuploid plants are, as a rule, less fertile than euploid ones. However, the range of variation in the decrease in fertility due to aneuploidy remains rather wide.

The fertility level of a cross is strongly dependent on the chromosome number of the female parent, while euploid pollen appears to be more competitive than aneuploid pollen.

A theoretical estimate of fertility in populations with varying frequencies of different aneuploid types is proposed.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Aastveit K., 1963. The relation between fertility and cytological properties in autotetraploid rye. *Proc. 11th intern. Congr. Genetics*, T. **1**, p. 214.

Bosemark N. O., 1966. On the origin and consequences of aneuploidy in triploid and tetraploid sugar beet. *Rev. Inst. internation. Rech. better.*, **2** (1), 9-34.

Bragdø Marie, 1968. Autotetraploidenes fertilitet. *Forsk. Forsok. Landbruk*, **19** (3), 313-331.

Ellerström S., Sjödin J., 1966. Frequency and vitality of aneuploids in a population of tetraploid red clover. *Hereditas*, **55** (12), 166-182.

Griffing B., 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crosses systems. *Austral. J. biol. Sci.*, **9**, 463-493.

Julen G., 1954. Aspects of the breeding of tetraploid red clover with special reference to the seed setting problem. *Europ. Grassl. Confer.* Paris, O. E. E. C., 69-72.

Maizonnier D., 1969. Quelques aspects de la triploïdie chez le trèfle violet. *Ann. Amélior. Plantes*, **19** (3), 277-288.

Maizonnier D., Picard J., 1970. Le manque de fertilité chez le trèfle violet autotétraploïde (*T. pratense* L.) II. Étude de quelques aspects de l'aneuploïdie. *Ann. Amélior. Plantes*, **20**.

Mettin D., Tschawdaroff G. A., 1966. Untersuchungen über die Häufigkeit und Weitergabe aneuploider Typen bei autotetraploider Gerste. *Züchter*, **36** (3), 98-103.

Phorrison J. W., 1956. Chromosome behaviour and fertility of tetra *Petkus* rye. *Canad. J. Agric. Sci.*, **36**, 157-165.

Rommel Mechtild, 1961. Aneuploidy, seed set and sterility in artificially induced autotetraploid *Hordeum vulgare*. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **3** (3), 272-282.

Rommel Mechtild, 1965. Cytogenetics of autotetraploid sugar beet (*Beta vulgaris* L.) Part I : Tetraploid varieties. *Züchter*, **35** (5), 219-222.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (4), 433-452.

# PROBLÈMES POSÉS PAR L'AMÉLIORATION DE LA RÉSISTANCE DU BLÉ TENDRE VIS-A-VIS DU PIÉTIN-VERSE *CERCOSPORELLA HERPOTRICHOIDES* FRON

G. DOUSSINAULT
avec la collaboration technique de V. GEFFRAULT

*Station d'Amélioration des Plantes,*
*Centre de Recherches de Rennes*
*Institut national de la Recherche agronomique*

## RÉSUMÉ

Le Piétin-verse provoqué par *Cercosporella herpotrichoides* est une maladie en extension du fait des assolements céréaliers. Il occasionne des pertes de rendement qui vont jusqu'à 30 p. 100. Pour le Blé tendre, c'est donc une maladie économiquement importante.

Certains travaux à l'étranger et, en France, à l'I. N. R. A. ont permis de progresser vers l'obtention de variétés génétiquement plus résistantes au Piétin-verse que celles cultivées jusqu'à maintenant. SPRAGUE aux États-Unis, puis PONCHET en France, ont étudié la biologie du parasite et ont contribué à la mise au point de techniques d'infection et de notation. Leurs résultats permettent l'étude du comportement variétal chez le Blé tendre à l'égard de la maladie. Actuellement, la variété cultivée qui présente le plus haut niveau de résistance est *Cappelle* ; elle n'échappe cependant pas aux fortes attaques. L'absence de variétés très résistantes parmi les blés cultivés et les difficultés de la sélection de transgressions à partir de croisements intervariétaux ont incité les chercheurs, en particulier SIMONET, à étudier les possibilités d'utilisation d'espèces voisines très résistantes (*Aegilops ventricosa*) à l'amélioration du Blé. C'est ainsi que des travaux menés en Grande-Bretagne par RILEY et KIMBER et en France par SIMONET, ÉCOCHARD et Mme N. MAIA ont conduit à l'obtention de géniteurs ayant conservé une partie de la résistance au Piétin-verse d'*Aegilops ventricosa*.

Notre objectif est tout d'abord de sélectionner des variétés de bonne valeur agronomique et possédant la résistance de ces géniteurs. Parallèlement, nous nous efforcerons de transférer la totalité des gènes de résistance d'*Aegilops ventricosa* ou d'autres espèces voisines dans le génotype du Blé tendre. Ces nouveaux géniteurs seraient utilisés dans un second cycle de sélection.

## I. — INTRODUCTION

Le Piétin-verse des céréales, provoqué par *Cercosporella herpotrichoides* (FRON), est une maladie qui prend de l'importance pour les cultures de Blé tendre d'automne. La cause principale en est sans doute la simplification des assolements dans les grandes

régions céréalières où le Blé et l'Orge se succèdent à intervalles très rapprochés ; le parasite responsable de la maladie, peu spécifique, attaque en effet ces deux céréales (il reste cependant à prouver qu'il s'agit bien de la même souche). Bien que les semis de printemps soient en général épargnés par les attaques graves, ils constituent néanmoins une possibilité de conservation et de multiplication de l'inoculum.

On rencontre la maladie dans les régions à hiver relativement doux et humide : Europe du nord-ouest, sud de l'Australie, Nouvelle-Zélande, États-Unis (principalement États de Washington, d'Oregon et d'Idaho). En France, les principales régions productrices de blé du Nord et du Bassin parisien sont touchées.

L'estimation globale des pertes provoquées par le Piétin-verse est imprécise en raison de la difficulté de l'expérimentation. Le degré d'attaque est extrêmement variable dans le temps et dans l'espace ; d'autre part, la protection des parcelles saines est délicate. En Grande-Bretagne, LUPTON et MACER (1955) estiment à 30 p. 100 les pertes de rendement occasionnées par la maladie sur des variétés sensibles en comparant des parcelles infectées et des parcelles non infectées. Il est difficile en culture de déterminer le niveau de l'attaque. La verse, terme de l'évolution de la maladie est sans nul doute le symptôme de pertes importantes, mais une diminution notable du rendement peut être observée en l'absence de toute verse. Une enquête menée pendant l'été 1969 auprès des techniciens de C. E. T. A. du Nord, du Bassin parisien et de Bretagne, nous a cependant permis de constater que le Piétin-verse et la Septoriose sont actuellement les deux maladies du Blé tendre auxquelles ceux-ci accordent le plus d'importance. Dans le cas particulier de la Bretagne, dont le climat est propice au développement du Piétin-verse, mais où l'assolement est moins céréalier, cette maladie apparaît comme beaucoup moins grave.

Dans l'état actuel des connaissances, les variétés cultivées de Blé tendre sont toutes plus ou moins sensibles ; le meilleur niveau de tolérance connu dans le monde est celui de *Cappelle* ; en conditions de fortes attaques il est insuffisant. D'autre part, cette tolérance paraît liée au rythme de développement ; seules, certaines variétés tardives ont un comportement voisin de celui de *Cappelle*.

Pourtant, la variété *Mistral* récemment commercialisée, bien que très précoce, présente une certaine tolérance, toutefois inférieure à celle de *Cappelle*.

La recherche d'une résistance génétique a fait l'objet de nombreux travaux en Nouvelle-Zélande, aux États-Unis, en Belgique, en Grande-Bretagne et en France.

Le nombre probablement élevé des loci en jeu et les difficultés de sélection ont rendu l'accumulation des gènes de résistance très difficile chez le Blé tendre.

La haute résistance de certaines Triticinées : *Triticum aethiopicum* JAKUBZ, *Aegilops ventricosa* TAUSCH, *Secale cereale* L. a incité les chercheurs à faire appel à ces plantes. L'introgression de la résistance d'*Aegilops ventricosa* chez le Blé tendre a été tentée en Grande-Bretagne par KIMBER (1967) ; les lignées à 42 chromosomes qu'il a extraites ne présentent pas le niveau de résistance d'*Aegilops ventricosa* ; en France, à partir de la série de croisements [(*Aegilops ventricosa* × *Triticum persicum*) × *Marne*] × *Marne*) × *Marne*), la sélection a abouti à la création de la lignée V. P. M. 1, à 42 chromosomes, plus résistante que *Cappelle* mais tardive à maturité (N. MAIA 1967).

D'autre part, on a cherché à mettre au point des méthodes visant à améliorer l'efficacité de la sélection pour la résistance. En effet, le temps requis pour l'examen, délicat à maturité, de chaque plante après arrachage, ne permet pas de suivre un matériel suffisant. La sélection massale expérimentée par ÉCOCHARD et MANSAT

(1958), qui est fondée sur l'élimination des grains échaudés légers n'est efficace que si le Piétin-verse est bien chaque année la principale cause d'échaudage.

Il semble que l'absence d'un critère de sélection simple et valable a été l'obstacle majeur à l'amélioration de la résistance au Piétin-verse, c'est pourquoi le premier objectif de la Station d'Amélioration des Plantes de Rennes est la mise au point d'une technique de sélection plus efficace devant aboutir à la création de lignées de bonne valeur culturale ayant dans un premier cycle, une tolérance au Piétin-verse comparable à celle de la lignée V. P. M. 1.

Le second objectif est la création des géniteurs Blé tendre ayant une tolérance au Piétin-verse supérieure à celle de V. P. M. 1.

Le troisième est l'étude de la liaison entre la précocité d'épiaison et la sensibilité de la variété. On devrait préciser les possibilités d'obtention de lignées précoces et tolérantes au Piétin-verse.

## II. — LA MALADIE ET SON AGENT

### A. — *Historique*

PONCHET (1959), rapporte que la possibilité de l'origine parasitaire de la verse des céréales a été établie à la fin du siècle dernier. MANGIN, en 1899, décrit le premier les symptômes de la maladie. FRON, en 1912, détermine une nouvelle espèce de champignon *Cercosporella herpotrichoides* à partir de matériel collecté dans le nord de la France, mais n'établit pas la responsabilité de cette espèce en tant qu'agent de la verse parasitaire.

FOEX et ROSELLA, en 1931, réussissent à induire la maladie par un champignon ne sporulant pas en culture pure, qu'ils appellent « Champignon X ». Ils trouvent également des spores de *Cercosporella herpotrichoides* sur des plantes infectées artificiellement par le « Champignon X », mais ne peuvent établir la liaison entre les deux.

SPRAGUE est le premier en 1934 à obtenir des spores de *Cercosporella herpotrichoides* à partir de cultures pures de « Champignon X » et établit donc avec certitude sa responsabilité dans la verse parasitaire du Blé.

### B. — *Conditions d'infection et symptômes de la maladie*

Le champignon responsable, *Cercosporella herpotrichoides* (FRON), n'a pas de forme sexuée connue : c'est un champignon imparfait. Après la récolte, il vit en saprophyte sur les chaumes infestés. A l'automne, il sporule abondamment après avoir subi l'action du froid. Des conidies pluricellaires se produisent sur les débris végétaux laissés à la surface du sol. La sporulation continue par temps humide. PONCHET (1959) a montré que ces conidies disséminées par le vent et la pluie sont des agents primaires de contamination.

Après la germination d'une conidie sur la gaine d'une feuille de blé, le mycélium forme en surface un stroma de quelques millimètres de diamètre : c'est la phase d'incubation. Le champignon pénètre soit par une cellule épidermique, soit, plus généralement, par une ouverture stomatique. Le végétal réagit souvent en épaissis-

sant les parois des cellules infectées tant que le mycélium se trouve dans l'épiderme ; ensuite le parasite franchit rapidement le parenchyme et il est de nouveau provisoirement arrêté par l'épiderme interne (SPRAGUE, 1934). Successivement, les gaines sont envahies à partir des stromas formés entre chacune d'elles. Lorsque le champignon atteint la tige, il pénètre avec une certaine difficulté puis progresse plus rapidement dans les cellules sous-épidermiques et dans le parenchyme ; il envahit la lumière de l'entre-nœud de la tige qu'il remplit d'hyphes grisâtres d'aspect cotonneux.

Tous les tissus de la tige sont atteints et désorganisés à l'exception des éléments du xylème qui résistent au champignon. Le terme ultime de l'attaque est la verse de la tige considérée. Il apparaît donc que les épidermes des gaines et de la tige sont capables de freiner l'évolution de la maladie et que d'autre part le xylème est l'élément qui empêche l'asphyxie complète de la tige.

### C. — *Réactions du parasite au milieu biotique et abiotique*

*C. herpotrichoides* est un champignon qui se comporte en parasite facultatif. Il est saprophyte sur chaumes de céréales et se cultive sans difficultés sur les milieux artificiels classiques : bouillon de pomme de terre et de carottes et d'extrait de farines de céréales. D'autre part, il est très ubiquiste en dehors de la tribu des Hordées (genres *Agropyrum, Lolium, Aegilops, Triticum, Secale* et *Hordeum*) qu'il attaque plus ou moins fortement mais de façon régulière, on le rencontre chez les Agrostidées, Festucées et plus rarement chez les Avénées.

Sur milieu gélosé, en boîte de Petri, DEFOSSE (1967) rapporte que LANGE DE LA CAMP a mis en évidence récemment de nombreuses souches du champignon ayant une morphologie différente. Cet auteur n'a toutefois pas montré qu'ils avaient une virulence différente vis-à-vis du Blé tendre. De même, LEMAIRE et BERTRAND ont constaté des différences morphologiques sur milieu de culture (étendue et couleur des colonies) en comparant des isolats de *C. herpotrichoides* provenant respectivement d'*Aegilops ventricosa* souche 41 de *Triticum aethiopicum* souche 1B et de *Triticum vulgare* cv *Wimax*. Une étude est actuellement en cours pour comparer la virulence de ces souches vis-à-vis d'une collection de variétés de Blé tendre.

En culture sur substrats artificiels, la croissance des colonies de *C. herpotrichoides* est proportionnelle à la température entre 0°C et 20°C ; ensuite elle décroît rapidement et s'annule à 30°C.

DEFOSSE (1967), a étudié l'influence de la température sur le début de l'infection. Il constate que l'installation du parasite se réalise le mieux entre + 2°C et + 15°C. Cependant, il a noté qu'une température de 20°C accélère l'évolution du parasite dans les tissus. Comme, en conditions naturelles, au cours de l'hiver et du printemps, la température ne dépasse pas 20°C, on peut évaluer la croissance du parasite par l'utilisation des températures journalières planimétrées ; la température moyenne journalière ainsi définie constituant autant « d'unités de développement ». PONCHET (1959), a déterminé qu'au champ pour la variété de Blé tendre *Étoile de Choisy*, il faut 240 unités de développement après l'inoculation pour qu'apparaissent les premiers stromas. De même, il a constaté que 90 unités de développement sont nécessaires à la traversée d'une gaine et à la formation du stroma correspondant.

Si l'on admet que le champignon doit traverser quatre gaines pour atteindre la tige, il faut que depuis l'infection, la somme des températures reçues soit de 600 unités.

Ensuite pour évoluer en attaques graves, il faut 650 unités de développement à partir du moment où l'entre-nœud est touché.

Une humidité relative d'au moins 70 p. 100 est nécessaire lors de l'établissement de la maladie. Ensuite la teneur en eau des tissus de la plante permet l'évolution du parasite (PONCHET, 1959).

D'après DEFOSSE (1967), la lumière a une action pratiquement nulle sur l'infection qui a d'ailleurs lieu aussi bien en présence qu'en l'absence de chlorophylle à l'endroit de pénétration.

## III. — MÉTHODES DE LUTTE

### A. — *Techniques culturales*

Pour qu'une forte attaque de Piétin-verse soit à craindre, il faut une importante quantité d'inoculum au moment du semis. Ceci n'est réalisé que si le précédent est une céréale, surtout un Blé ou une Orge. En effet, si dans la rotation, la série des céréales est interrompue par une culture non attaquée, à l'automne suivant, les chaumes datant d'un an qui reviennent à la surface ne produisent qu'une faible quantité de conidies. Donc un assolement plus diversifié pourrait réduire considérablement les attaques de Piétin-verse, mais l'orientation de beaucoup d'exploitations, dictée par des impératifs économiques, ne permet pas d'envisager actuellement d'importantes modifications de ce côté.

LEMAIRE, DEFALQUE et JOUAN (1969) après avoir noté qu'une forte densité favorisait le Piétin-verse ont expérimenté un semis en poquets à la dose de 48 kg/ha de semences. Ils enregistrent une très nette réduction de la maladie, une amélioration de la qualité de la récolte par l'augmentation du poids de 1 000 grains et du poids spécifique, par la réduction du pourcentage de petits grains ; le rendement brut quant à lui est équivalent. Cependant, des améliorations de cette technique sont très possibles, en particulier on pourrait préciser la part qui revient à la faible densité de semis et celle qui revient à la technique des poquets.

Les semis tardifs de fin novembre sont souvent peu attaqués, les plantules échappent aux contaminations précoces les plus dangereuses.

### B. — *Traitements chimiques*

PONCHET (1959), préconise, lorsque l'attaque en fin d'hiver est importante, l'emploi du Zinèbe du Captane et du Naban qui réduisent nettement la maladie lorsque le traitement est précoce.

DEFOSSE (1961), montre l'intérêt du chlorure de méthoxyéthylmercure, mais la protection de la culture n'est vraiment efficace que si trois pulvérisations au moins sont effectuées au cours de la période de dissémination des conidies.

JOHNSON et WOLFE (1967), ont constaté un effet bénéfique du C. C. C. (chlorure de chlorocholine) sur le niveau d'infection, mais l'action de ce produit est par ailleurs controversée.

Des fongicides nouveaux ayant une certaine action systémique sont actuellement expérimentés en enrobage de semences par LEMAIRE et BERTRAND et donnent des espoirs.

De même des traitements en végétation sont envisagés par RAPILLY [1] ; leur efficacité, déjà éprouvée pour la Rouille jaune, est à contrôler pour le Piétin-verse.

### C. — *Résistance variétale*

Si l'on parvenait à obtenir de nouveaux fongicides capables d'enrayer les attaques de Piétin-verse par une seule application soit au semis, soit avant la montée, l'intérêt de la recherche de variété très résistante serait diminué. Il suffit, en effet, que l'évolution du parasite soit suffisamment lente en dehors de la période d'efficacité du traitement pour que la culture puisse être protégée ; ainsi serait retardée l'attaque après la perte de l'efficacité du traitement des semences et la contamination ne serait pas dangereuse avant le traitement en végétation.

Cependant, si l'existence de races du parasite ayant un pouvoir pathogène particulier ne constitue pas un obstacle, la lutte génétique demeurera certainement encore le moyen le plus pratique et le plus économique de protection.

[1] Laboratoire de Phytopathologie C. N. R. A., Versailles.

## IV. — PROBLÈMES POSÉS PAR LA CRÉATION DE VARIÉTÉS DE BLÉ TENDRE RÉSISTANTES

### A. — *Appréciation du comportement variétal*

a) *Réalisation de l'infection.*

Tous les auteurs s'accordent à reconnaître que, dans la nature, l'infection se fait à partir de conidies produites sur des chaumes malades. En plein champ, pour réaliser cette infection, il suffit de favoriser la présence d'un inoculum important sur la parcelle à contaminer. L'implantation de la culture sur une sole ayant porté l'année précédente une culture de blé attaquée réalise cet objectif ainsi, par ailleurs, qu'un épandage de chaumes prélevés sur des parcelles malades.

Pour des observations plus précises, lorsqu'une date unique d'inoculation est recherchée, on peut pratiquer l'infection à partir de spores ou de mycélium. L'obtention de conidies en milieu non aseptique est facile : il suffit de secouer dans l'eau des chaumes infestés et laissés après la moisson à l'extérieur. Cette suspension est ensuite pulvérisée sur des jeunes plantes de blé.

Maria Drath et Rapilly (1967), ont mis au point une technique permettant d'obtenir des conidies en conditions aseptiques, après grattage et immersion dans l'eau, du mycélium de culture.

L'inoculation par un broyat de mycélium est également possible. Cette méthode ne reproduit pas le mode d'infection naturel. Mais Defosse (1967), comparant le pouvoir pathogène du mycélium de culture et des conidies établit une grande concordance entre les deux modes d'infection. Par ailleurs, il montre que la virulence du mycélium de culture est meilleure lorsque le parasite est fraîchement isolé. Écochard était d'ailleurs arrivé à la même conclusion. Ponchet (1959) compare des parcelles infectées d'une part avec une suspension de conidies, d'autre part avec un broyat de mycélium. Il constate, à la récolte, un pourcentage de tiges atteintes inférieur si l'infection a été réalisée par une suspension de conidies.

Macer (1964), propose l'utilisation du mycélium de culture pour juger le comportement individuel des plantes. Le champignon est cultivé de manière aseptique sur des cylindres de paille ; chaque cylindre est ensuite placé de façon à entourer le coléoptile et il est ensuite noyé dans du sable. Cette technique empêche la formation de conidies (la lumière semble nécessaire à leur formation) ; celles-ci pourraient, en effet, tomber entre les graines et former des foyers d'infection supplémentaires ce qui fausserait légèrement les notations.

Du point de vue du stade physiologique de la plante favorable à l'infection, il est préférable de pratiquer l'inoculation assez tôt, au stade coléoptile ou au stade première feuille. En effet, si l'on intervient plus tard on ne peut déterminer avec exactitude dans quelle gaine le champignon a pénétré en premier.

b) *Contrôle du milieu pendant le développement de la maladie.*

*La température.*

Ponchet (1969), estime que 600 unités de développement sont nécessaires depuis l'infection jusqu'à la montée (vers fin mars) pour que les attaques puissent être

graves. Avec un semis précoce, on peut estimer que les premières infections pourront avoir lieu début décembre en plein champ. A Rennes, la température moyenne des 3 mois : décembre, janvier, février est de + 5,2°C et celle du mois de mars + 7,5°C. En année moyenne le blé reçoit pendant cette période 680 unités de développement. Un relevé des températures depuis 1943, nous a cependant permis d'enregistrer qu'en 1947, 1953, 1956, 1963, 1964, les températures moyennes trop basses auraient empêché les attaques graves de Piétin-verse. L'emploi de châssis froids nous permet d'augmenter d'environ 3°C la température par rapport à celle relevée sous abri au sol. Dans ces conditions, seule l'année 1963 n'aurait pas permis d'observer des attaques graves. L'utilisation pendant l'hiver de châssis chauffants rendrait possible la répétition de conditions de températures choisies. Des enceintes climatisées permettraient de prolonger les périodes d'observation durant toute l'année (température maximale pour l'inoculation 15°C).

*L'humidité.*

La répartition et la quantité de pluie garantissent généralement une humidité du sol suffisante. Cependant la possibilité d'apporter de l'eau sur la culture permettrait de choisir le moment de l'infection en ne tenant compte que de l'état des plantes sans attendre une période climatique favorable. Le maintien d'une hygrométrie élevée est également assuré plus facilement en châssis.

c) *Notation des symptômes.*

Deux époques de notation sont possibles : au stade plantule pendant le tallage et après la montée. Les symptômes sont différents et justifient l'emploi de deux systèmes de notation.

*Au stade plantule.*

Le nombre de gaines atteintes successivement indique le degré de pénétration du parasite et par suite la sensibilité à la maladie. Pour les comparaisons entre traitements (produits antiparasitaires, variétés...) PONCHET (1959) préconise d'utiliser comme critère le pourcentage de gaines attaquées par plante. Pour effectuer l'analyse de la variance, la transformation angulaire de Bliss est nécessaire. MACER (1966), attribue une note de sensibilité qui croît en progression géométrique suivant la profondeur de la pénétration. Par exemple, si le coléoptile est pénétré, il attribue la note 2 ; pour la pénétration de la première gaine il donne la note 4. Ainsi la note finale qui caractérise la sensibilité de cette plante est de 2 + 4 = 6. Il compare ensuite ces notes à celles obtenues par un témoin : *Cappelle*. Pour éprouver la validité de ce système de notation, il confronte les résultats ainsi obtenus avec le pourcentage de pertes dues au Piétin-verse sur des parcelles inoculées par rapport à des parcelles non inoculées. Il observe une bonne correspondance, mais ce système de notation accentue le mauvais comportement des variétés sensibles.

*Au stade adulte.*

PONCHET (1959), apprécie le degré d'attaque de chaque tige par l'observation des lésions externes qui correspondent au pourcentage de la surface détruite par le parasite sur une coupe transversale de la tige.

Le résumé des observations de cet auteur est présenté dans le tableau 1.

La classe 5 correspond aux attaques les plus graves. Ceci permet une notation par plante ne tenant compte que de cette classe (tabl. 2).

TABLEAU 1

*Notation des dégâts de* Cercosporella herpotrichoides (FRON) *sur plantes adultes*
D'après PONCHET (1959)

| Classes | Symptômes externes | Surface nécrosée (%) |
|---|---|---|
| 0 | Aucun | 0 |
| 1 | Une tache ocellée | 0 à 5 |
| 2 | Deux ou trois taches ocellées | 5 à 10 |
| 3 | Taches confluantes n'entourant pas la tige | 10 à 25 |
| 4 | Lésions entourant la tige | 25 à 75 |
| 5 | Tige creusée, cassée, versée | Totalité |

TABLEAU 2

*Classement des plantes par catégorie suivant le degré d'attaque des talles*
D'après PONCHET (1959)

| | |
|---|---|
| Catégorie I | Absence de talles de classe 5 |
| Catégorie II | Présence d'une talle de classe 5 |
| Catégorie III | Moins de 50 p. 100 de talles de classe 5 |
| Catégorie IV | Plus de 50 p. 100 de talles de classe 5 |
| Catégorie V | Toutes les talles de classe 5 |

VINCENT, PONCHET et KOLLER (1952), ont imaginé un système permettant d'utiliser l'ensemble de l'information provenant de la notation. Une note est établie par plante à partir de la répartition des tiges en classes.

$$m_p = \frac{0n_0 + 1n_1 + 2n_2 + 3n_3 + 4n_4 + 5n_5}{N}$$

$m_p$ est la note d'attaque de la plante
$n$ : le nombre de talles notées
$N : \Sigma n_i$

Ils établissent également un classement à partir du pourcentage de talles appartenant aux classes 4 ou 5. Ils montrent l'existence d'une corrélation étroite entre ces trois dernières notations.

PONCHET (1959) montre par ailleurs que le pourcentage de pertes en poids de 1 000 grains et en nombre de grains par épi est surtout important pour les tiges classées 4 ou 5, ce qui justifie ces simplifications.

d) *Discussion.*

La réalisation de l'infection au champ dans des conditions naturelles a été faite à Rennes pendant la saison 1968-1969 pour un semis du 15 octobre et sous les deux

formes précédemment décrites : le semis a été effectué sur deux parcelles, l'une ayant porté en 1967-1968 un blé attaqué par le Piétin-verse, l'autre du maïs ; sur cette dernière, des chaumes malades ont été épandus mi-novembre.

On a constaté une meilleure homogénéité et une importance plus grande de l'attaque après épandage de chaumes. Cependant cette technique ne fournit pas des résultats d'une grande précision : on relève de grandes différences d'attaques entre plantes de la même variété et une certaine fluctuation de la gravité de l'attaque subsiste entre divers points de la parcelle. Elle peut se révéler suffisante pour comparer des comportements variétaux. Toutefois une densité de semis normale en pépinière (30 à 35 plantes par lignes de 1,50 m espacées de 0,25 m), n'est pas suffisante pour permettre l'expression normale de la maladie. Un semis de 250 plantes au $m^2$, densité utilisée en culture normale, permet une meilleure infection. Le microclimat créé à la base des plantes est plus favorable.

Il est cependant nécessaire d'observer lors d'un tri dans du matériel non fixé les réactions individuelles. Il faut, d'une part que les plantes soient attaquées de manière simultanée et en un seul point, d'autre part que les conditions du milieu soient favorables au développement de la maladie. Une première approche a été réalisée par l'emploi, comme source d'inoculum, de mycélium de culture broyé sur des plantes cultivées en châssis.

Au stade jeune, la notation préconisée par PONCHET (1959), est celle que nous avons adoptée. En plein champ elle est effectuée sur la talle principale. Au cours de la montée, la date d'apparition des premiers stromas sur la talle principale nous a paru importante ; ce caractère semble en effet variétal.

Au stade adulte, nous avons voulu vérifier la correspondance entre les symptômes externes de la maladie et le rendement. Cette étude reprend celle de PONCHET (1959) ; elle a été menée sous le climat de Rennes en 1969, année favorable à la nutrition de la plante, jusqu'à la maturité. Le tableau 3 montre les différences observées

TABLEAU 3

*Influence du piétin-verse sur le rendement en grain par talle*

| Variétés | Catégories de talle | 0, 1, 2 | 3 | 4 | 5 | Test F | P. p. d. s. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Mistral* | Poids de 1 000 grains en g .... | 37,64 | 40,08 | 39,86 | 40,60 | 2,81 S | 2,20 |
| | Nombre de grains par épi ..... | 44,38 | 41,66 | 41,62 | 38,22 | 6,61 S | 2,78 |
| | Poids de grain par épi en g ... | 1,68 | 1,67 | 1,66 | 1,65 | 1,28 NS | |
| *Moisson* | Poids de 1 000 grains en g .... | 44,28 | 48,74 | 45,46 | 45,22 | 5,83 S | 2,28 |
| | Nombre de grains par épi | 48,98 | 44,14 | 42,78 | 41,88 | 6,58 S | 3,48 |
| | Poids de grain par épi en g ... | 2,17 | 2,14 | 1,96 | 1,91 | 3,91 S | 0,19 |
| *Champlein* | Poids de 1 000 grains en g .... | 34,28 | 34,34 | 31,16 | 33,24 | 2,77 S | 2,52 |
| | Nombre de grains par épi ..... | 42,42 | 38,76 | 38,38 | 33,30 | 10,18 S | 3,32 |
| | Poids de grain par épi en g ... | 1,48 | 1,32 | 1,19 | 1,10 | 11,25 S | 0,14 |
| *Joss* | Poids de 1 000 grains en g .... | 33,50 | 34,04 | 34,50 | 35,72 | 1,44 NS | |
| | Nombre de grains par épi ..... | 64,66 | 58,80 | 56,04 | 50,34 | 12,57 S | 4,75 |
| | Poids de grain par épi en g ... | 2,17 | 2,00 | 1,94 | 1,80 | 4,18 S | 0,21 |
| *Cappelle* | Poids de 1 000 grains en g .... | 37,66 | 37,60 | 36,34 | 33,76 | 2,64 S | 3,98 |
| | Nombre de grains par épi ..... | 39,74 | 39,60 | 34,20 | 32,76 | 6,09 S | 2,91 |
| | Poids de grain par épi en g ... | 1,51 | 1,49 | 1,26 | 1,14 | 9,22 S | 0,17 |

sur le poids de 1 000 grains, le nombre de grains par épi, le poids de grain par épis, entre 50 talles appartenant aux classes : 0, 1, 2, 3, 4, 5, et pour les variétés *Mistral, Moisson, Champlein, Joss, Cappelle.* Le tableau 4 a été établi à partir de plantes de la variété *Joss* et comportant trois talles.

Les plantes ont été classées en trois catégories A, B ou C de la façon suivante :

Catégorie A : pas de talles de classe 4 ou 5
Catégorie B : une talle au moins de classe 4
Catégorie C : une talle au moins de classe 5

Pour la talle considérée, nous constatons que dans ces conditions le Piétin-verse diminue davantage le nombre de grains qu'il ne provoque l'échaudage.

La différence entre le poids de grain par épi des talles 0, 1, 2 et 3 n'est jamais significative (tabl. 3). Ceci nous a amené à considérer seulement trois catégories de plantes (tabl. 4). Entre ces trois catégories, pour la seule variété *Joss* analysée, les

TABLEAU 4

*Influence du piétin-verse sur le rendement en grain par plante variété* Joss
(Plantes de 3 talles)

| Catégorie de plantes | A | B | C | Test F | P. p. d. s. |
|---|---|---|---|---|---|
| Poids de 1 000 grains en g ..... | 38,50 | 36,16 | 35,96 | 4,97 S | 1,8 g |
| Nombre de grains par plante ..... | 175,08 | 167,08 | 153,26 | 6,27 S | 12,47 |
| Poids de grain par plante ..... | 6,73 | 6,00 | 5,48 | 13,67 S | 0,48 g |

différences de poids de grain par plante sont significatives, notamment entre les catégories A et B ainsi que A et C. C'est pourquoi, si ce résultat se confirme les années ultérieures, nous ne ferons que deux classes de plantes A et B (B + C) ce qui simplifiera les comparaisons.

## B. — *Recherche de géniteurs*

a) *Dans l'espèce Blé tendre.*

Dès 1934, SPRAGUE met en évidence des différences variétales de sensibilité au Piétin-verse chez le Blé tendre. En France, VINCENT, PONCHET, KOLLER (1952) précisent le comportement des variétés alors cultivées dans le pays. Ils montrent qu'aucune n'est vraiment résistante mais, en particulier, signalent le bon comportement de *Cappelle.* D'autres variétés françaises montrent le même niveau de tolérance : parmi celles-ci : *Artois* et *Élite.* Bien que non directement apparentées, on trouve dans la catégorie de ces 3 variétés plusieurs ancêtres communs : *Blé de Noë, Jaune à épi carré, Chiddam d'Automne.*

Le comportement de ces ancêtres serait intéressant à connaître, si toutefois on peut encore les trouver dans les collections.

JOHNSON et WOLFE (1966), signalent l'obtention de deux lignées plus résistantes que *Cappelle* : TP 107 et TP 128 issues du croisement (*Cappelle* × *Thatcher*).

TABLEAU 5

*Les variétés soulignées d'un trait sont celles qui sont les plus anciennes de la généalogie et qui n'interviennent que dans une seule des 3 généalogies étudiées.*
*Les variétés soulignées de deux traits sont celles qui interviennent dans 2 généalogies.*
*Les variétés soulignées de 3 traits sont celles qui interviennent dans les 3 généalogies.*

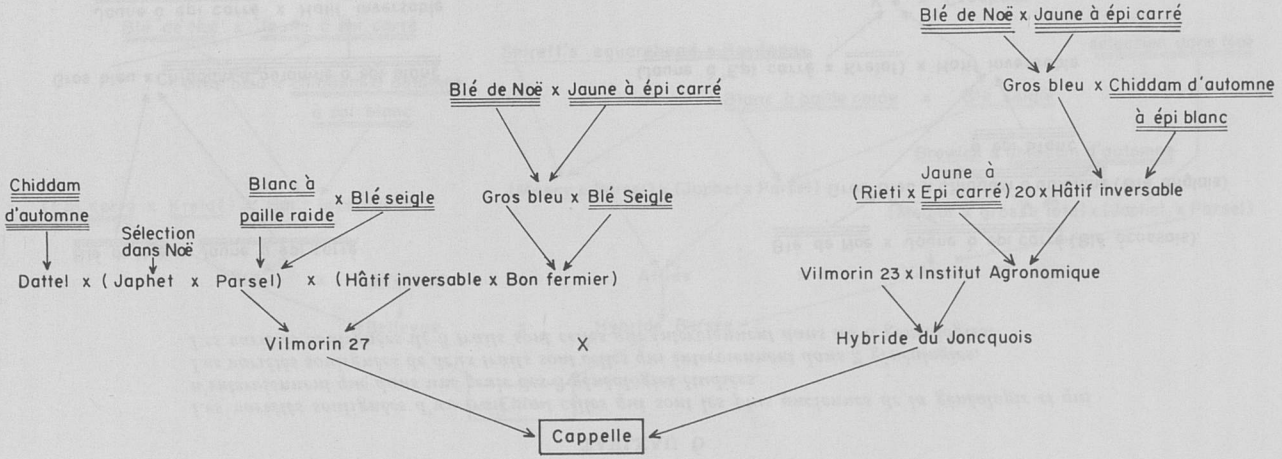


TABLEAU 6

*Les variétés soulignées d'un trait sont celles qui sont les plus anciennes de la généalogie et qui n'interviennent que dans une seule des 3 généalogies étudiées.*
*Les variétés soulignées de deux traits sont celles qui interviennent dans 2 généalogies.*
*Les variétés soulignées de 3 traits sont celles qui interviennent dans les 3 généalogies.*

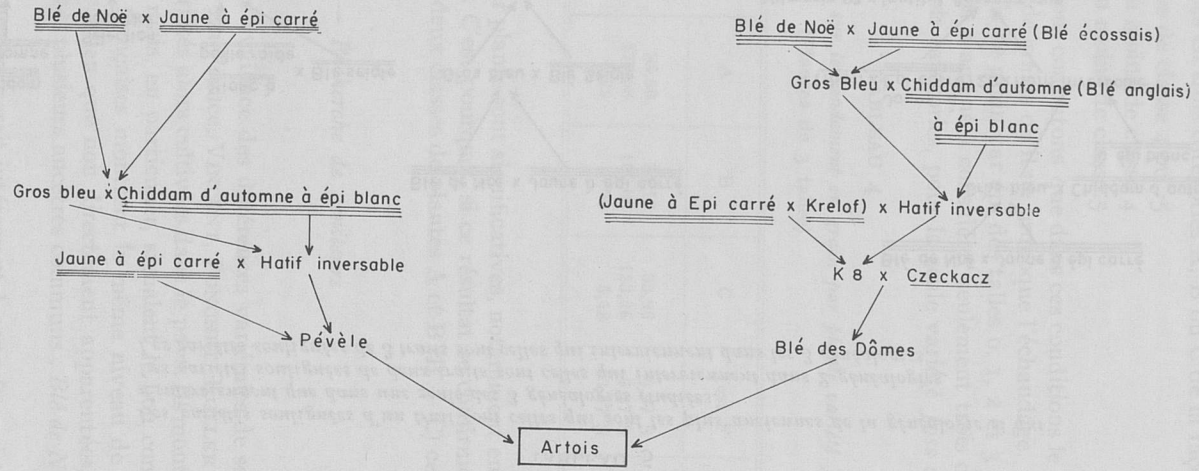
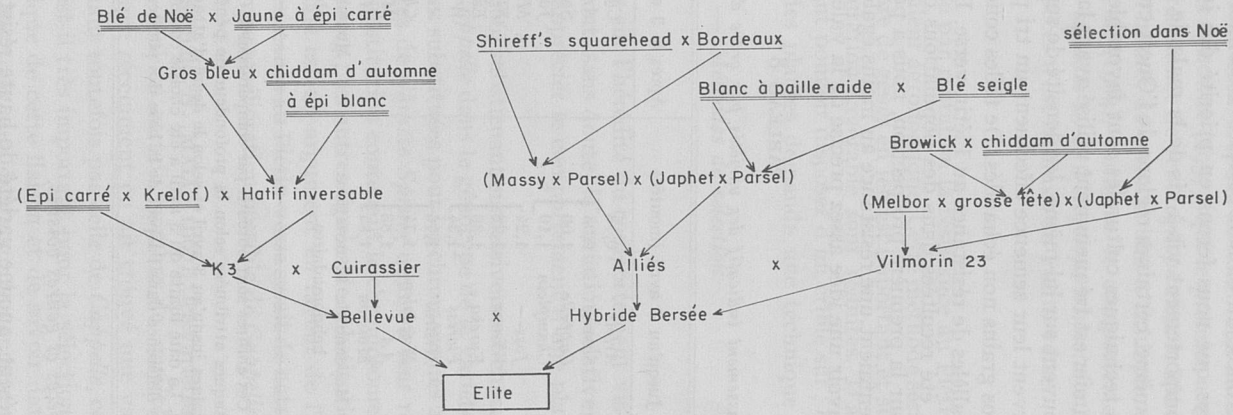


TABLEAU 7

*Les variétés soulignées d'un trait sont celles qui sont les plus anciennes de la généalogie et qui n'interviennent que dans une seule des 3 généalogies étudiées.*
*Les variétés soulignées de deux traits sont celles qui interviennent dans 2 généalogies.*
*Les variétés soulignées de 3 traits sont celles qui interviennent dans les 3 généalogies.*



Les régions où la sélection naturelle a pu être favorable aux allèles de résistance au Piétin-verse sont celles où le développement de la maladie risque d'être important. Celles-ci ont un climat doux et humide en hiver, de type atlantique : Europe du nord-ouest, côte ouest du Canada et des U. S. A., Chili, Argentine, Nouvelle-Zélande. C'est de ces pays que nous ferons en priorité des introductions de matériel pour contrôler son comportement vis-à-vis de la maladie.

En France même, certaines régions de l'Ouest cultivent encore des blés de pays. Le climat et les techniques culturales sont favorables au développement du Piétin-verse. Ainsi le fumier est fréquemment utilisé avant la culture de blé, dans la rotation, le Blé revient souvent sur lui-même, les densité de semis sont très fortes ; les agriculteurs qui conservent leur semence effectuent un tri par le tarare qui a pour effet de conserver les gros grains non échaudés. De telles conditions ont pu être favorables à la sélection des allèles de résistance au Piétin-verse. En 1968, 250 plantes et en 1969, 450 plantes ont été récoltées dans des populations de blés bretons. Un sondage en milieu infecté, sur la première prospection, nous a permis de retenir 20 p. 100 de ces lignées qui présentaient une résistance au moins égale à celle de *Cappelle*. Vers 1972, nous pourrons avoir une idée assez précise de la valeur de ce matériel.

TABLEAU 8

*Classement indicatif des variétés par ordre de sensibilité croissante*

| Jusqu'au 3 avril (montée) | | Après le 3 avril jusqu'à la maturité | |
|---|---|---|---|
| *Artois* | 0,48 | *Cappelle* | 1,00 |
| *Somme* | 0,95 | *Artois* | 1,05 |
| *Cappelle* | 1,00 | *Somme* | 1,06 |
| *Champlein* | 1,10 | *Joss* | 1,12 |
| *Joss* | 1,24 | *Mistral* | 1,16 |
| *Wimax* | 1,28 | *Floress* | 1,28 |
| *Eureka* | 1,30 | *Eureka* | 1,32 |
| *Floress* | 1,34 | *Wimax* | 1,50 |
| *Mistral* | 1,46 | *AA* | 1,61 |
| *Magdalena* | 1,74 | *Champlein* | 1,75 |
| *AA* | 1,83 | *Magdalena* | 2,19 |
| *Moisson* | 1,84 | *Moisson* | 2,31 |
| Moyenne de 12 notations hebdomadaires | | Moyenne de 11 notations hebdomadaires | |

Ces chiffres sont obtenus par comparaison à *Cappelle* à partir de notes d'attaques attribuées selon la profondeur de pénétration de parasite dans les gaines jusqu'au 3 avril et selon le degré d'attaque des talles après cette date. La date limite du 3 avril a été choisie comme marquant en 1969 une forte différence dans l'aspect de la base des plantes.

b) *Dans les espèces et genres voisins.*

Jusqu'à présent, aucune variété de haute résistance n'a été trouvée chez le Blé tendre. Aussi, différents auteurs les ont recherchées chez les Triticinées susceptibles de se croiser avec lui. SPRAGUE (1934) signale le bon comportement de *Secale cereale* (var *Rosen*), d'*Aegilops cylindrica* HOST, de *Triticum dicoccum* SCHUBL (var. *Black*

*winter*) et de *Triticum monococcum* L., Defosse et Vandam (1968), confirment le bon comportement de ce dernier : seules les variétés d'hiver présentent une certaine résistance ; leur comportement est voisin de celui des seigles. En 1963, Sprague signale la résistance d'*Aegilops ventricosa*. Depuis, de nombreux auteurs ont confirmé cette observation, en particulier Simonet (1957), qui le premier a envisagé la possibilité d'introduire les gènes de résistance de cet *Aegilops* chez le Blé tendre.

Écochard (1963), signale l'intérêt de certains blés d'Éthiopie, en particulier de *Triticum aethiopicum 1B*. Macer (1964), confirme le comportement de ce Blé et montre la résistance d'*Aegilops caudata* L. et d'*Aegilops triuncialis* L. On peut noter cependant qu'aucune de ces espèces n'est immune au Piétin-verse.

c) *Par mutation.*

On peut imaginer d'induire par mutation la résistance au Piétin-verse chez des variétés possédant une bonne valeur agronomique. Cette méthode serait extrêmement élégante. Cependant, si le nombre de gènes en jeu est important et si la résistance est dominante, les chances de mutation favorable sont réduites. D'autre part, pour reconnaître ces mutations, il faut pouvoir disposer d'un crible sûr ; or l'appréciation du comportement individuel des plantes demande une technique assez longue et minutieuse.

### C. — *Méthodes de sélection*

a) *Hybridation intervariétale.*

Peu d'études ont été faites sur l'hérédité du comportement vis-à-vis du Piétin-verse. Les principales raisons sont, sans doute, la variation relativement faible chez le Blé tendre et la difficulté d'apprécier le comportement d'une plante prise individuellement.

Riley, Kimber et Law (1966) substituant successivement chacune des 21 paires de chromosomes de la variété *Cappelle* dans le génotype de la variété *Chinese Spring* ont montré que les quatre lignées substituées pour les chromosomes 2A, 6B, 6D et 7A sont significativement différentes de *Chinese Spring* quant à leur réaction vis-à-vis du Piétin-verse. La lignée de substitution contenant le chromosome 2A de *Cappelle* est plus sensible que *Chinese Spring* ; les autres lignées de substitution 7A, 6B et 6D sont plus résistantes. Cette étude est un argument en faveur de l'hypothèse selon laquelle le déterminisme de la résistance au Piétin-verse serait de nature polygénique ; d'autre part, elle laisse espérer une amélioration possible de *Cappelle* par l'accumulation d'allèles de résistance.

D'autre part, comme le signale N. Maia (1967), les variétés de Blé tendre précoces sont toutes sensibles, seul un certain nombre de variétés tardives sont relativement résistantes. Bien que récemment on ait trouvé une variété précoce de tolérance intéressante n'atteignant toutefois pas celle de *Cappelle*, cette constatation reste vraie en général. Aussi, est-il très important pour la sélection de connaître la nature génétique ou physiologique de cette liaison et de savoir dans quelle mesure il est possible de la rompre. En 1969, une étude sur le comportement stadial de de 12 variétés françaises de Blé tendre vis-à-vis du Piétin-verse nous a permis de constater une évolution dans le classement des variétés. C'est ainsi qu'*Artois* dont la montée est tardive, est nettement plus résistant que les autres variétés jusqu'au stade

tallage, puis après l'épiaison devient comparable à *Cappelle*. Par contre, *Mistral*, variété précoce, est sensible jusqu'à la montée pour devenir presque équivalent à *Cappelle* à maturité. Ces résultats suggèrent une étude plus précise de la liaison : attaque de Piétin-verse-phases de développement.

b) *Hybridation interspécifique.*

L'utilisation de croisements interspécifiques est compliquée du fait de la stérilité parfois totale des hybrides ainsi créés. Elle nécessite souvent l'utilisation de méthodes particulières faisant appel à la cytogénétique. Dans le cas du Blé, certaines d'entre elles sont actuellement bien au point et sont passées dans la pratique.

L'introgression chez le Blé tendre, de gènes issus d'espèces voisines peut revêtir au moins deux aspects selon que les chromosomes qui portent les allèles recherchés sont susceptibles de s'associer ou non avec ceux de Blé au moment de la méiose.

Dans le premier cas, il sera possible d'introduire la résistance dans le contexte génétique du Blé, par le système des recombinaisons classiques, le caractère étant commandé pour un allèle nouveau à un locus déjà existant.

Dans l'autre cas, on ne pourra guère espérer introduire les caractères qu'en ajoutant le ou les chromosomes responsables, mais ces additions ne peuvent se faire que dans certaines limites.

Par hybridation interspécifique et traitement des $F_1$ à la colchicine, on peut obtenir des amphiploïdes où sont associés les caractères favorables aussi bien que défavorables de chacune des espèces parentes, ce qui rend souvent impossible leur utilisation directe en culture. La création de lignées d'addition disomiques permet de minimiser l'apport de l'espèce étrangère mais ce matériel est souvent encore difficilement utilisable en culture ; il est d'ailleurs souvent moins fertile que le Blé et chromosomiquement instable (Riley et Kimber 1966).

Pour atténuer l'effet du déséquilibre provoqué par l'addition de chromosomes supplémentaires, certains auteurs, en particulier Knott (1964) et Y. Cauderon (1969), ont tenté de substituer à une paire de chromosomes du Blé tendre, la paire homologue de l'espèce voisine qui compense au moins partiellement l'effet du chromosome de Blé tendre manquant, tout en apportant le caractère recherché. De même que l'addition, la substitution de chromosomes étrangers chez le Blé tendre représente dans bien des cas de tels changements pour la plante ainsi obtenue que celle-ci n'est pas acceptable en culture. Pour contourner cette barrière, différents auteurs ont essayé de provoquer par irradiation aux rayons X la translocation de petits fragments de chromosomes étrangers avec ceux du Blé tendre. Le premier Sears (1956) a transféré la résistance à la rouille brune d'*Aegilops umbellulata* zhuk au Blé tendre. Puis Elliot (1967), Driscoll (1962) et Knott (1961-1965), travaillant sur un matériel différent ont amélioré la méthode.

Il n'est pas rare d'observer des cas d'appariement allosynthétiques entre chromosomes chez les hybrides intergénériques (Y. Cauderon, 1958). Ces appariements peuvent avoir une fréquence augmentée par l'absence du chromosome 5B qui porte un facteur génétique responsable de la méiose régulièrement diploïde chez le Blé tendre en empêchant les appariements entre génomes (Riley *et al.*, 1959). Riley (1965) a montré qu'*Aegilops speltoïdes* tausch et *Aegilops mutica* boiss, qui portent certainement l'allèle dominant de celui situé sur le chromosome 5B, provoquent

également, lorsqu'ils sont utilisés en croisement avec le Blé tendre, des associations intergénomiques.

Dans cet éventail de méthodes, on peut envisager des schémas de sélection possible dans le cas particulier de la résistance au Piétin-verse. Ces méthodes seront d'autant plus faciles à préciser que l'on connaîtra mieux le déterminisme de la résistance au parasite.

Pour le moment, seule l'étude des possibilités de transfert de la résistance à *Cercosporella herpotrichoides* d'*Aegilops ventricosa* dans le génotype Blé tendre a été entreprise. Cette espèce à $2n = 28$ chromosomes de génomes D, $M^v$ ne s'hybride pas avec le Blé tendre mais se croise aisément avec les blés tétraploïdes de génomes A, B (Simonet, 1957). L'hybride A, B, D, $M^v$ à 28 chromosomes est presque entièrement stérile mais peut donner quelques graines en croisement avec le Blé tendre choisi comme mâle par fécondation de gamètes femelles non réduits lorsqu'un doublement chromosomique naturel d'origine femelle a eu lieu : un gamète femelle A, B, D, $M^v$ avec le gamète mâle A, B, D, donne une plante A/A, B/B, D/D, $M^v$ à 49 chromosomes, suffisamment fertile pour produire une descendance. D'autre part, après traitement à la colchicine les grains hybrides peuvent donner naissance à des amphiploïdes fertiles à $2n = 36$ chromosomes. C'est ainsi qu'en France divers amphiploïdes ont été obtenus dont (*Aegilops ventricosa* × *Triticum dicoccum*) (Y. Cauderon, 1951) et (*Aegilops ventricosa* × *Triticum persicum*) (S. Ometz, 1953). Ces amphiploïdes ont été recroisés (Écochard, 1958) par la variété de Blé tendre *Marne* relativement peu sensible au Piétin-verse. Les chromosomes du génome $M^v$, ne s'apparient pas lors de la méiose, s'éliminent et on revient à des plantes à 42 chromosomes. Par cette méthode ne peuvent être introduits chez le Blé tendre que les seuls gènes de résistance localisés sur les chromosomes du génome D d'*Aegilops ventricosa*. Cette étape de recherche indispensable a été menée à bien par N. Maia, 1967. Une lignée V. P. M. 1 obtenue à partir de [(*Aegilops ventricosa* × *Triticum persicum*) × *Marne*] *Marne*) × *Marne*) présente le plus haut niveau actuellement connu chez le Blé mais n'atteint pas celui d'*Aegilops ventricosa*.

Une étude parallèle a été menée en Grande-Bretagne par Riley, 1965 et Kimber 1967. Avec la même méthode et à partir des blés tendres sensibles, ces auteurs ont isolé une lignée aussi résistante que les meilleurs blés tendres cultivés (*Cappelle*).

Ces travaux laissent supposer qu'une partie des gènes de résistance au Piétin-verse existent sur le génome $M^v$ de cette espèce. Leur transfert chez le Blé tendre demande une étude cytogénétique particulière.

c) *Technique de sélection des croisements.*

Dans l'état actuel de la sélection, l'obtention de variétés satisfaisantes sur le plan cultural et d'une tolérance au Piétin-verse supérieure à celle de *Cappelle* peut se réaliser de deux manières :

— par l'utilisation comme géniteur de la lignée V. P. M. 1 ;

— par transgression dans des croisements retenus après des essais diallèles faisant intervenir des gènes de résistance différents.

La sélection des génotypes les plus résistants au Piétin-verse offre cependant de grandes difficultés. Écochard et Mansat (1958) préconisent une sélection massale à partir de la $F_2$ pour les grains les mieux formés.

Cette sélection est pratiquée à partir de parcelles infestées de Piétin-verse. Elle est poursuivie pendant quatre ou cinq années. Elle est suivie ensuite d'une sélection pedigree en pépinière. Ces auteurs montrent l'augmentation de la résistance moyenne de la population ainsi sélectionnée. Mais ensuite, il est difficile de trouver les meilleures combinaisons dans cette population. D'après les observations de PONCHET (1959) et les nôtres, effectuées à Rennes en 1969 et rapportées plus haut, le Piétin-verse provoque davantage une réduction de la fertilité de l'épi qu'une diminution du poids de 1 000 grains. Nous aurons à tenir compte de ces résultats pour mettre au point une technique plus précise de sélection.

## V. — CONCLUSION

En fonction des objectifs qui ont été définis dans cette étude, certaines voies d'approche ont pu être précisées.

Compte tenu des connaissances acquises sur la biologie du champignon, sur le mode d'infection et sur la technique de notation des symptômes, des méthodes de sélection sont en cours de mise au point. Celles-ci devront permettre au cours des générations de conserver les génotypes les mieux adaptés et les plus résistants au Piétin-verse.

Elles sont appliquées à la recherche de transgressions et à l'obtention de lignées de bonne valeur culturale ayant la résistance du géniteur V. P. M. 1.

L'étude de la liaison rythme de développement-comportement vis-à-vis du Piétin-verse est entreprise à partir de croisements faisant intervenir *Artois*, *Mistral* et *Capitole* ; cette dernière variété, précoce, est sensible tout au long de son développement.

Un choix de géniteurs sera fait parmi les introductions de pays étrangers. D'autre part, le comportement de certains *Aegilops* et *Triticum* devra être précisé.

Parallèlement le transfert de gènes de résistance de certains *Aegilops* en particulier *Ae. ventricosa*, *Ae. cylindrica*, *Ae. squarrosa* est entrepris. Les blés tétraploïdes qui servent d'intermédiaires sont choisis, soit pour leur bon comportement vis-à-vis du Piétin-verse (*Triticum aethiopicum*) ou pour leur bonne valeur agronomique (*Triticum durum*).

*Reçu pour publication en juin 1970.*

## REMERCIEMENTS

Je remercie Mme Yvonne CAUDERON, C. MOULE et J.-M. LEMAIRE de leur concours et de leurs conseils.

Je remercie également P. RUEL, stagiaire au laboratoire en juillet, août et septembre 1969, pour sa participation à ce travail.

## SUMMARY

### PROBLEMS ARISING FROM THE IMPROVEMENT FOR THE RESISTANCE OF SOFT WHEAT TO FOOT-ROT DISEASE

A bibliographic study has been made on the improvement of soft wheat for the resistance to foot-rot disease. This disease is widespread in all regions with relatively mild, humid winters. It is particularly extensive in the United States ; moreover, the present rotation of cereal crops works in its favour. It is of considerable economic importance, since losses in yield can reach 30 p. 100. The dangers that it represents justify the start of a new research programme. This programme is based on important research carried out abroad as well as in France.

Knowledge of the parasite's biology, particularly the ecological conditions of its development, has allowed us to focus on methods of infection and notation. The behaviour of the varieties can be observed in the field, or better still in glass beds and in the hot-house, at the plantlet and adult stages.

At the present time, the most resistant cultivated variety is *Cappelle*, but its resistance is not sufficient, although late varieties do show some tolerance. Farming techniques and fungicides have been used but, in the present state of our knowledge, they have not succeeded in effectively checking attacks of foot-rot disease.

Moreover, the selection of resistant varieties poses serious problems. So far there are no genitors of high resistance in soft wheat ; besides, selection is made difficult by the time required to observe and judge behaviours. Thus researchers have tried to introduce genes of resistance found in related species, particularly in *Aegilops ventricosa*. Experiments carried out in Great Britain by Riley and Kimber, and in France by Simonet, Écochard and N. Maia, have led to obtaining genitors that have kept a part of resistance of *Aegilops ventricosa* to foot-rot. These genitors are not of sufficient agricultural value. Their use in cross-breeding should result in good varieties with a resistance to foot-rot disease better than that of *Cappelle*.

Along similar lines, we are trying to take fuller advantage of the genes of resistance that can occur in soft wheat (Brittany wheat). We shall, moreover, try to obtain successful transgressions from varieties that possess some resistance and genetically distant. This pre-supposes the use of selection techniques that will make the retention of possibly valuable genotypes simpler and more efficient.

Furthermore, we will endeavour to transfer all the resistant genes of *Aegilops ventricosa* or other related species to the genotype of soft wheat. These new genitors will be used in a second selection cycle.


## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


Cauderon Y., 1958. Étude cytogénétique des *Agropyrum* français et leurs hybrides avec les Blés *Ann. Amélior. Plantes*, **8**, 389-560.

Cauderon Y., 1969. *Hybrides interspécifiques et Amélioration du Blé* (Exposé fait à l'occasion de la réunion du groupe Blé français 5-6 juin 1969).

Defosse L., 1963. Essais de lutte chimique contre le Piétin-verse (*Cercosporella herpotrichoides*, fron) avec le chlorure de méthoxyéthylmercure : efficacité du traitement en fonction de l'évolution pathologique. *Parasitica*, **19**, n° 3, 116-124.

Defosse L., 1967. Étude en conditions expérimentales, des facteurs qui régissent l'inoculation et l'infection du froment par *Cercosporella herpotrichoides*, fron. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, **2**, 38-51.

Defosse L., Vandam J., 1968. La sensibilité de genre *Triticum* au *Cercosporella herpotrichoides* fron. I. Sensibilité des principales espèces. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, **3**, 1, 36-54.

Drath M., Rapilly F., 1967. Sporulation en culture pure et à partir de stromas du *Cercosporella herpotrichoides* fron. *Ann. Épiphyties*, **18**, 1, 85-91.

Écochard R., Mansat, 1958. Une sélection massale est-elle applicable à la recherche d'un Blé tendre peu sensible au Piétin-verse. *Ann. Amélior. Plantes*, **8**, 329-338.

Écochard R., 1961. Les bases cytogénétiques de l'introgression chez le Blé. *Ann. Amélior. Plantes*, **11**, 3, 301-311.

Ecochard R., 1963. Caractéristiques génétiques de certains *Triticum* d'Éthiopie résistants à *C. herpotrichoides* et à *P. graminis*. *Ann. Amélior. Plantes*, **13**, 1, 5-25.

JOHNSON R., WOLFE M. S., 1968. Pathology Diseases of wheat. *Plant Breeding Institute Cambridge. Annual Report 1966-1967*, p. 109-113.

KIMBER G., 1967. The incorporation of the resistance of *Aegilops ventricosa* to *Cercosporella herpotrichoides* into *Triticum aestivum*. *J. agric. Sci.*, **68**, 3, 373-376.

KNOTT D. R., 1961. The inheritance of rust resistance. VI. The transfer of stem rust resistance from *Agropyrum elongatum* to common wheat. *Canad. J. Plant Sci.*, **41**, 109-123.

LEMAIRE J. M., DEFALQUE J., JOUAN B., 1969. Étude préliminaire sur l'influence du semis en poquets sur l'état sanitaire des céréales, t 55, 4, 270-274. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, 270-274.

LUPTON F. G. H., MACER R. C. F., 1955. Winter wheats resistant to eyespot. *Agriculture*, **62**, 54-56.

LUPTON F. G. H., MACER R. C. G., 1958. The breeding of disease resistant winter wheats. *Agriculture*, **64**, 50-544.

MACER R. C. F., 1966. Resistance to eyespot disease (*Cercosporella herpotrichoides*) determined by a seedling test in some forms of *Triticum*, *Aegilops*, *Secale* and *Hordeum*. *J. agric. Sci.*, **67**, 3, 389-397.

MAIA N., 1967. Obtention de blés tendres résistants au Piétin-verse (*Cercosporella herpotrichoides*) par croisements interspécifiques. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **53**, 2, 149-154.

MANNING SH, 1967. Prevention of damage from eyespot *Cercosporella herpotrichoides*. *New Zeal. Wheat Rev.*, nº 10, 70-75.

PONCHET J., 1959. La maladie du Piétin-verse des céréales *Cercosporella herpotrichoides* FRON ; Importance agronomique, biologie, épiphytologie. *Ann. Épiphyties*, **10**, 45-98.

PONCHET J., 1959. Essais de produits au laboratoire et en serre sur le développement du *Cercosporella herpotrichoides* FRON, agent du Piétin-verse des céréales. *Phytiatr. Phytophar.*, **8**, 91-102.

RILEY R., MACER R. C. F., 1966. The chromosomal distribution of the gentic resistance of rye to wheat pathogens. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **8**, 640-653.

RILEY R., KIMBER G., 1966. The transfert of a lien genetic variation to wheat. *Plant Breed Inst. Annu. Report, Cambridge*, 1964-1965, 3-36.

RILEY R., KIMBER G., LAW CN., 1967. Cytogenetics. *Plant Breed Inst.* (*Cambridge*), *Annu. Report* 1965-1966.

SIMONET M., 1952. Sur l'étude méiotique des hybrides d'*Aegilops ventricosa* avec des *Triticum* tétraploïdes et de leurs trihybrides *A. ventricosa* × *Tr. durum* et *Ae. ventricosa* × *Tr. dicoccum* avec *Triticum vulgare*. *Ann. Amélior. Plantes*, **2**, 175-188.

SPRAGUE R., FELLOWS H., 1934. *Cercosporella* foot rot of winter cereals, *U. S. D. A. Techn. Bull.* nº 428, 24 p.

SPRAGUE R., 1936. Relative susceptibility of certain species of gramminae to *Cercosporella herpotrichoides*. *J. agric. Res.*, 53 p., 659-670.

VINCENT A., PONCHET J., KOLLER J., 1952. Recherche de variétés de blés tendres peu sensibles au Piétin-verse. Résultats préliminaires. *Ann. Amélior. Plantes*, **2**, 459-472.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (4), 453-467.

# ÉTUDE DE LA COMPATIBILITÉ DE GREFFE DE QUELQUES CULTIVARS DE *PRUNUS ARMENIACA* (KOEHNE) SUR DIVERS TYPES DE *PRUNUS*

## II. — Compatibilité des cultivars « Canino » et « Rouge du Roussillon » sur divers clones de « Prunus domestica »

J. DUQUESNE

avec la collaboration technique de R. Bataillon et A. Pomar

*Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,*
*Centre de Recherches de Bordeaux, 33 - Pont-de-la-Maye*
*Institut national de la Recherche agronomique*

---

RÉSUMÉ

L'auteur donne les résultats d'observations macroscopiques et microscopiques réalisées sur des unions d'âge variable (1, 2 et 5 ans) d'arbres des deux cultivars d'Abricotier greffés sur vingt huit clones de *Prunus domestica*.

Les symptômes d'incompatibilité apparaissent dès la première année suivant le greffage, mais il est nécessaire d'attendre deux ou trois ans après celui-ci pour faire une sélection définitive des porte-greffes pour la qualité de leurs unions. Pour cette sélection, l'observation macroscopique est plus efficace que l'observation microscopique.

Les pruniers domestiques étudiés sont dans l'ensemble plus compatibles avec les deux cultivars que les pruniers à croissance rapide. Les porte-greffes pré-sélectionnés à la fin de l'étude sont presque tous des *Reine-Claude* ou des clones issus de semis de cette variété.

---

## INTRODUCTION

Les cultivars d'Abricotier *Canino* et *Rouge du Roussillon* fournissent environ 65 p. 100 de la production nationale d'abricots. Ils sont surtout cultivés en Roussillon où ils sont greffés le plus souvent sur Prunier. Les résultats obtenus sont généralement peu satisfaisants (mortalité importante). Il semble donc nécessaire de sélectionner des

clones de Prunier montrant une bonne affinité à l'union avec ces deux variétés, et assurant aux arbres une longévité convenable.

Dans un précédent article (DUQUESNE, 1969) nous avons donné les résultats d'un travail de sélection réalisé dans le groupe des pruniers à croissance rapide (*P. cerasifera* et *P. marianna*) et décrit une méthode utilisable pour la sélection de porte-greffes pruniers compatibles avec les cultivars *Canino* et *Rouge du Roussillon*. Cette méthode consiste en une observation macroscopique fine d'unions de deux ou trois ans obtenues dans un milieu de culture favorisant la croissance.

Nous exposerons un travail analogue (observations d'unions à différentes époques de la vie de l'arbre) réalisé avec des clones de *Prunus domestica* afin de confirmer la valeur de cette méthode de sélection pour cet autre groupe de Prunier et de trouver de nouveaux porte-greffes compatibles.

Dans un premier essai, nous avons réalisé des observations macroscopiques sur des unions d'un an et de cinq ans pour voir s'il est possible de faire une sélection précoce l'année suivant le greffage.

Nous avons également comparé l'observation de coupes microscopiques de bois d'unions d'un an et des observations macroscopiques d'unions de deux ans.

## I. — COMPARAISON D'OBSERVATIONS MACROSCOPIQUES RÉALISÉES SUR DES GREFFES D'UN AN ET DE CINQ ANS

### *Matériel et méthodes*

En janvier 1963, nous avons planté dans une pépinière de greffage, située à l'Ile d'Arcins (Gironde), vingt-trois clones de *Prunus domestica*, d'état sanitaire satisfaisant ou présumé satisfaisant et deux clones de *P. cerasifera* et *P. marianna* (témoins).

En août 1963, les arbres furent écussonnés, partie avec le cultivar *Canino A. 238* (clone contaminé à la fois par un « dérèglement de la végétation » latent, le Necrotic Ring Spot, le Bark Split et le Chlorotic Leaf Spot), partie avec un clone (*A. 157*) de bon état sanitaire du cultivar *Rouge du Roussillon*. Il n'y eut pas de ruptures d'union dans la pépinière. En novembre 1964, nous avons fait différentes observations macroscopiques sur les scions d'un an afin de déceler les symptômes d'incompatibilité (4 à 6 arbres observés par combinaison).

La discontinuité du liber fut observée par des prélèvements réalisés tangentiellement et notée de 0 à 10 (la note 0 correspondant à une très mauvaise union).

La profondeur de l'involution cambiale fut également notée selon une échelle identique (la note 1 correspond à une involution de 3 millimètres de profondeur, la note 10 à une involution nulle).

La solidité des unions fut notée en rompant celles-ci avec un appareil dynamométrique mesurant la traction nécessaire à la rupture.

L'aspect des unions rompues (adhérence) fut notée de 1 à 10, la note 0 correspondant à une cassure lisse au niveau de l'union (mauvaise solidité) et la note 10 à une rupture à côté de l'union (bonne solidité). Les surfaces d'unions rompues furent observées afin de noter les nécroses apparentes dans le bois.

Durant l'hiver 1964-1965, les arbres de quarante-deux combinaisons (dix-sept porte-greffes greffés par les deux cultivars, huit porte-greffes greffés par *Canino* seulement) furent plantés en verger à l'Ile d'Arcins à l'écartement de 4 m × 1 m. Le verger reçut de fortes fumures azotées de 1965 à la fin de 1968. Durant cette période, quelques rares arbres moururent de « déréglement de la végétation », de chancres ou de ruptures de l'union. Les autres arbres eurent une santé normale et furent arrachés fin 1968 pour observation de leurs unions.

Toutes les unions âgées de cinq ans furent sciées longitudinalement suivant deux plans perpendiculaires, l'un de ces plans passant par l'onglet et par le point bas de l'union.

Pour chaque arbre, nous avons estimé alors la continuité du liber (notation sur 12, la note 12 indiquant une très bonne continuité), la profondeur moyenne de l'involution cambiale (en millimètres) et les discontinuités du bois formées au cours des différentes années de croissance (en millimètres par arbre) (1). Après cette observation les arbres furent répartis en quatre catégories, en fonction de l'importance des discontinuités observées dans le bois.

## *Résultats*

a) *Observations macroscopiques sur les unions d'un an.*

Les résultats obtenus avec la variété *Canino* figurent sur la gauche du tableau 1. Sur ce tableau, les porte-greffes sont classés dans l'ordre de compatibilité apparente, les deux derniers porte-greffes étant les témoins myrobolans.

Tous les porte-greffes *P. domestica* ont un liber assez continu. Par contre la profondeur de l'involution (deuxième note), l'aspect des unions rompues (troisième note) varient d'un porte-greffe à l'autre.

La note globale de compatibilité (quatrième note) correspond au total des trois premières. Elle est une estimation de la compatibilité apparente. Nous voyons qu'elle varie beaucoup d'un porte-greffe à l'autre. Certains porte-greffes donnent des unions qui semblent excellentes, d'autres des unions médiocres.

Les unions ont demandé pour leur rupture des tractions qui varient pour les clones de *P. domestica* entre 23 et 57 kg par centimètre carré de la section du tronc du scion. A l'intérieur d'une même combinaison, les tractions nécessaires à la rupture varient beaucoup d'un arbre à l'autre, ce qui fait que les différences observées entre clones sont peu significatives. Le porte-greffe donnant les unions les plus fragiles (*P. 388-6*) demandant une traction moyenne de 23 kg par $cm^2$ pour la rupture, s'est révélé par la suite comme étant le plus incompatible.

Nous n'avons pas noté de nécroses apparentes sur le bois des unions rompues.

Nous voyons qu'il y a une assez bonne corrélation entre les notes d'involution cambiale et les notes d'adhérence.

b) *Observations macroscopiques sur les unions de cinq ans.*

1. *Variété* Canino.

Les résultats obtenus (ruptures au verger, aspect des unions) figurent sur la droite du tableau 1.

Les ruptures au verger sous l'action du vent sont importantes pour deux clones.

La continuité du liber est généralement bonne (notes supérieures à 10). Elle est médiocre ou mauvaise (notes inférieures à 9) pour quatre clones de *P. domestica*. La profondeur de l'involution varie beaucoup d'un porte-greffe à l'autre.

Le bois des unions est continu pour sept porte-greffes, légèrement discontinu pour cinq autres, fortement discontinu pour les quatre autres clones. *Dans l'ensemble, les unions sont bien meilleures sur* P. domestica *que sur* P. cerasifera *ou* P. marianna.

Les porte-greffes ayant un liber discontinu (notes égales ou inférieures à 7) ont également un bois discontinu.

De la même manière, une forte involution (égale ou supérieure à 2,6 mm) est toujours associée à une forte discontinuité du bois.

(1) Ces discontinuités sont mesurées sur les différents plans de sciage de l'union et totalisées.

2. *Comparaison des cultivars* Canino *et* Rouge du Roussillon *et époque d'apparition de la discontinuité.*

Les discontinuités moyennes du bois par année de croissance pour dix-sept clones de porte-greffes greffés par les deux cultivars figurent sur le tableau 2.

TABL
*Observation d'unions d'un an et de greffés sur divers*

| Porte-greffes | Désignation des clones (variétaux ou hybrides) | Observations réalisées à la fin de la 1re année de croissance des greffes | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Continuité du liber (note/10) | Involution (note/10) | Adhérence (note/10) | Note globale de compatibilité |
| *$F_1$ (107 × 25) 3* | *Des Béjonnières × R. Claude.* | 10 | 9 | 10 | 29 |
| *$F_1$ (25 × 501) 1* | *R. Claude × Laxton Utility.* | 9 | 8 | 9 | 26 |
| *$F_1$ (25 × 391) 1* | *R. Claude × Coe-s violette* .. | 9 | 7 | 7 | 23 |
| *1518* | *Mirabelle de Nancy*..... | 9 | 8 | 5 | 22 |
| *$F_1$ 388-3* | Semis de *Surpasse R. Claude* . | 9 | 7 | 5 | 21 |
| *$F_1$ (Rc × Mn) 5* | *R. Claude × Mirabelle* | 9 | 8 | 4 | 21 |
| *Rc 10* | Semis de *R. Claude* ..... | 9 | 7 | 5 | 20 |
| *Rc 2* ..... | Semis de *Reine Claude* .... | 9 | 8 | 3 | 20 |
| *Brompton* | *Brompton* ..... | 9 | 7 | 4 | 20 |
| *670-3* | *St. Julien* ..... | 9 | 6 | 5 | 20 |
| *$F_1$ (Rc × Mn) 2* | *R. Claude × Mirabelle* ..... | 9 | 6 | 5 | 20 |
| *Rc 4* ..... | Semis de *Reine Claude* ..... | 8 | 6 | 6 | 20 |
| *$F_1$ 388-8* ..... | Semis de *Surpasse R. Claude* . | 8 | 5 | 6 | 19 |
| *$F_1$ (233 × 90) 1* | *R. Claude d'Althan × Washington* ..... | 9 | 7 | 3 | 19 |
| *$F_1$ (228 × 25) 1* | *Angelina Burdett × R. Claude* ..... | 9 | 5 | 5 | 19 |
| *Rc 8* ..... | Semis de *R. Claude* ..... | 8 | 6 | 5 | 19 |
| *$F_1$ (155 × 229) 1* | *Perdrigon violet × R. Claude diaphane hâtive* ..... | 9 | 7 | 2 | 18 |
| *$F_1$ (332 × 148) 1* | *Mirabelle × R. Claude de Bavay* ..... | 9 | 6 | 2 | 17 |
| *20* | *Common Mussel* ..... | 8 | 5 | 4 | 17 |
| *1519* | Semis de *Mirabelle* ..... | 9 | 6 | 2 | 17 |
| *$F_1$ (459 × 148) 1* | *Stark green gage × R. Claude de Bavay* ..... | 9 | 5 | 2 | 17 |
| *$F_1$ (263 × 25) 2* | *R. Claude d'Althan × R. Claude* ..... | 9 | 5 | 0 | 14 |
| *$F_1$ 388-6* | Semis de *Surpasse R. Claude* . | 8 | 5 | 0 | 13 |
| *GF 31* | *Myrobolan × japonais*..... | 8 | 4 | 4 | 16 |
| *GF 8-1* | *Hybride Marianna* ..... | 1 | 2 | 0 | 3 |

Les dix-sept clones de porte-greffes se répartissent de la façon suivante :

compatibles avec les deux cultivars ..... 7
incompatibles avec les deux cultivars..... 8
incompatibles avec *Canino* et compatibles avec *Rouge du Roussillon* ..... 2

D'une façon générale, pour un clone de porte-greffe incompatible, la disconti-

nuité du bois est moins forte sur *Rouge du Roussillon* que sur *Canino*. Le cultivar *Rouge du Roussillon* est plus compatible sur Prunier que *Canino* et un porte-greffe sélectionné pour *Canino* est utilisable pour le cultivar *Rouge du Roussillon* (la réciproque n'étant pas forcément vraie).

ABL AU I

*t de inq ans d'abricotiers* Canino A 238
*vers lones de pruniers*

| Nombre d'arbres | | | Observations réalisées à la fin de la 5e année | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | Discontinuité du bois | | | | |
| | | | | | | Répartition des arbres (en pourcentage) selon l'importance des discontinuités observées | | | | Moyenne par arbre (en mm) |
| Plantés au verger | Rompus à l'union au verger | Observés à 5 ans | Section moyenne du tronc (en cm²) | Discontinuité du liber (note/12) | Profondeur de l'involution (en mm) | plus de 8 mm | 4 mm à 7,9 mm | 0,5 à 3,9 mm | sans | |
| 9 | 0 | 9 | 54 | 12 | 0,7 | | | | 100 | 0 |
| 8 | 0 | 8 | 57 | 12 | 1,2 | | | | 100 | 0 |
| 4 | 0 | 4 | 46 | 12 | 1,2 | | | | 100 | 0 |
| 4 | 0 | 4 | 44 | 12 | 1,2 | | | | 100 | 0 |
| 14 | 0 | 10 | 48 | 12 | 2,6 | | 10 | 30 | 60 | 1,2 |
| 10 | 0 | 10 | 48 | 11 | 1,3 | | | 20 | 80 | 0,1 |
| 11 | 0 | 11 | 42 | 12 | 1,3 | | | | 100 | 0 |
| 5 | 0 | 4 | 65 | 12 | 2,5 | | | | 100 | 0 |
| 3 | 0 | 3 | — | 12 | 1,0 | | | 33 | 66 | 1,0 |
| 16 | 0 | 16 | 46 | 12 | 1,5 | | | 6 | 94 | 0,1 |
| 11 | 0 | 10 | 63 | 12 | 1,6 | | | | 100 | 0 |
| 10 | 0 | 10 | 45 | 11 | 2,6 | 40 | 20 | 20 | 20 | 5,8 |
| 12 | 0 | 12 | 46 | 11 | 2,6 | 17 | 0 | 33 | 50 | 1,8 |
| 3 | 0 | 3 | 30 | 5 | 3,3 | | 33 | 33 | 34 | 3,1 |
| 12 | 0 | 12 | 54 | 12 | 2,0 | | | 33 | 67 | 0,4 |
| 6 | 0 | 6 | 46 | 12 | 2,0 | | 32 | 33 | 34 | 1,6 |
| 15 | 0 | 13 | 48 | 11 | 1,6 | 15 | 15 | 39 | 31 | 2,3 |
| 9 | 9 | 0 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 10 | 0 | 10 | 53 | 6 | 3,2 | 30 | 60 | 10 | | 8,5 |
| 4 | 0 | 4 | 56 | 8 | 2,2 | | | 50 | 50 | 1,9 |
| 12 | 0 | 12 | 40 | 12 | 1,0 | | | 8 | 92 | 0,2 |
| 14 | 0 | 14 | 43 | 12 | 3,6 | | 57 | 22 | 21 | 3,5 |
| 17 | 7 | 10 | 41 | 7 | 3,0 | 70 | 20 | | 10 | 12,6 |
| 22 | 4 | 18 | 76 | 9 | 2,6 | 81 | 19 | | | 27,0 |
| 12 | 4 | 8 | 52 | 3 | 2,5 | 63 | 25 | 12 | | 11,0 |

Le tableau 3 indique les pourcentages d'arbres incompatibles (unions rompues ou présentant un bois discontinu) à la fin des différentes années de croissance pour trente-quatre combinaisons étudiées.

Le tableau 4 donne la répartition des clones incompatibles en fonction de l'époque d'apparition de symptômes graves d'incompatibilité.

TABL

*Ruptures au verger et discontinuité moyenne pour les différentes années de croissance de greffes écussonnés sur des clones*

| Porte-greffes | Comportement avec *Canino* | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Rupture d'union au verger (%) | Nombre d'arbres observés | Discontinuité du bois en mm par arbre sur les différentes années de croissance | | | | | |
| | | | 1964 1re année | 1965 2e année | 1966 3e année | 1967 4e année | 1968 5e année | Total |
| *P (107 × 25) 3.* | 0 | 9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *P (25 × 501) 1.* | 0 | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *P (25 × 391) 1.* | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *P 388-3* ..... | 0 | 10 | 0 | 0 | 0,9 | 0,3 | 0 | 1,2 |
| *(Rc × Mn) 5* .. | 0 | 10 | 0 | 0,1 | 0 | 0 | 0 | 0,1 |
| *Rc 10* ..... | 0 | 11 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Rc 2* ..... | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *P 670-3* ..... | 0 | 16 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *(Rc × Mn) 2* .. | 0 | 10 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Rc 4* ..... | 0 | 10 | 0,1 | 0,6 | 0,7 | 1,0 | 3,4 | 5,8 |
| *P 388-8* ..... | 0 | 12 | 0 | 0,9 | 0,5 | 0 | 0,4 | 1,8 |
| *P (228 × 25) 1.* | 0 | 12 | 0 | 0,3 | 0 | 0,1 | 0 | 0,4 |
| *P (155 × 229) 1* | 0 | 13 | 0 | 0,5 | 0,3 | 0,5 | 0,9 | 2,3 |
| *P (332 × 148) 1* | 100 | 0 | — | — | — | — | — | — |
| *P 20*..... | 0 | 10 | 0,2 | 1,3 | 0,9 | 2,9 | 3,2 | 8,5 |
| *P (459 × 148) 1* | 0 | 12 | 0 | 0,2 | 0 | | | 0,2 |
| *P (253 × 25) 2.* | 0 | 14 | 0 | 0 | 0,3 | 0,6 | 2,6 | 3,5 |
| Nombre de clones incompatibles à la fin des diverses années de croissance .. | | | 3 | 8 | 10 | 10 | 10 | 10 |

La désignation des clones figures sur le tableau 1.

ABL EAU 2

nne du *bois par arbre survivant* (en mm)
ffes l'*abricotiers* Canino *et* Rouge du Roussillon
nes le Prunier domestique

Comportement avec *Rouge du Roussillon*

| Rupture d'union au verger (%) | Nombre d'arbres observés | Discontinuité du bois en mm par arbre pour les différentes années de croissance | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 1964 1re année | 1965 2e année | 1966 3e année | 1967 4e année | 1968 5e année | Total |
| 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 16 | 3 | 0 | 0 | 0,3 | 0 | 0 | 0,3 |
| 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0,2 | 0,2 | 0,4 |
| 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1,0 | 10,0 | 11,0 |
| 0 | 6 | 0,1 | 0 | 0 | 0,3 | 0,2 | 0,6 |
| 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0,1 | 0 | 0,1 |
| 25 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 25 | 3 | 5,9 | 3,2 | 5,6 | 2,3 | 4,6 | 21,6 |
| 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 5 | 0,4 | 0,4 | 0 | 0,2 | 1,2 | 2,2 |
| 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | 3 | 4 | 5 | 8 | 8 | 8 |

TABLEAU 3

*Pourcentages d'abricotiers incompatibles à l'union à la fin de différentes années de croissance, pour deux cultivars greffés sur dix-sept clones de prunier domestique*

(unions rompues ou présentant un bois discontinu)

| Porte-greffes | Cultivar *Canino* | | | | | Cultivar *Rouge du Roussillon* | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1re année 1964 | 2e année 1965 | 3e année 1966 | 4e année 1967 | 5e année 1968 | 1re année 1964 | 2e année 1965 | 3e année 1966 | 4e année 1967 | 5e année 1968 |
| (*107* × *25*) *3* ..... | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| (*25* × *501*) *1* ..... | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| (*25* × *381*) *1* ..... | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *388-3* ..... | 0 | 0 | 20 | 40 | 40 | 0 | 0 | 33 | 33 | 33 (16) |
| (*Rc* × *Mn*) *5*..... | 0 | 10 | 10 | 10 | 20 | 0 | 0 | 0 | 25 | 25 |
| *Rc 10* ..... | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Rc 2* ..... | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *670-3* ..... | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| (*Rc* × *Mn*) *2*..... | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Rc 4* ..... | 10 | 30 | 60 | 80 | 80 | 0 | 0 | 0 | 0 | 50 |
| *388-8* ..... | 0 | 25 | 33 | 33 | 50 | 0 | 16 | 16 | 33 | 50 |
| (*228* × *25*) *1* ..... | 0 | 16 | 16 | 33 | 33 | 0 | 0 | 0 | 16 | 16 |
| (*155* × *229*) *1* .... | 0 | 46 | 46 | 53 | 69 | 0 | 0 | 0 | 0 (25) | 10 (25) |
| *332* × *148*) *1*..... | — | (50) | (50) | (80) | (100) | 33 | 33 | 66 | 66 (25) | 100 (25) |
| *P 20* ..... | 10 | 70 | 100 | 100 | 100 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| (*459* × *148*) *1* .... | 0 | 0 | 8 | 8 | 8 | 20 | 40 | 40 | 40 | 40 |
| (*253* × *25*) *2* ..... | 0 | 0 | 7 | 35 | 79 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Chiffre hors parenthèses : p. 100 d'arbres discontinus calculé sur les arbres observés en 5e année.
Chiffre entre parenthèses : p. 100 d'arbres rompus au verger à la fin des différentes années de croissance (calculé sur les arbres plantés).
Lorsqu'il n'y a pas de chiffres entre parenthèses, il n'y a pas eu de rupture.

Nous voyons que l'incompatibilité, lorsqu'elle existe, apparaît plus ou moins tard suivant les combinaisons. Pour *Canino* tous les clones incompatibles le sont dès la troisième année. D'une façon générale, l'incompatibilité apparaît plus tard avec le cultivar *Rouge du Roussillon*. Les porte-greffes ayant donné des ruptures au verger avec *Rouge du Roussillon* ont des unions discontinues avec *Canino* et réciproquement.

TABLEAU 4

*Répartition des clones de* P. domestica *porte-greffes incompatibles avec* Canino *et* Rouge du Roussillon *d'après l'époque d'apparition des premiers symptômes graves d'incompatibilité* (rupture au verger ou discontinuité du bois) *pour dix-sept clones étudiés*

| Variété greffée | Époque d'apparition des symptômes (année suivant le greffage) | | | | | Nombre total de clones incompatibles après 5 ans |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1re année | 2e année | 3e année | 4e année | 5e année | |
| *Canino* ..... | 3 | 4 | 3 | 0 | 0 | 10/17 |
| *Rouge du Roussillon*. | 2 | 1 | 1 | 3 | 1 | 8/17 |

En définitive, il y a une nette relation entre les observations réalisées à un an et à cinq ans sur le cultivar *Canino*. Les porte-greffes donnant une légère discontinuité du liber à un an (note égale ou inférieure à 8) ont à cinq ans des unions avec un bois discontinu.

De la même manière il y a une assez bonne corrélation entre la note globale de compatibilité à un an et le comportement ultérieur (ruptures au verger et continuité du bois des unions). Les porte-greffes semblant les meilleurs à un an donnent en général des unions avec un bois continu à cinq ans. Toutefois la corrélation n'est pas assez bonne pour faire, avec la méthode utilisée, une sélection définitive en première année.

L'étude de la discontinuité du bois par année de croissance montre qu'une sélection définitive pour ces deux cultivars eût pu être faite en observant les unions de *Canino* à la fin de la troisième année de croissance des greffes.

## II. — COMPARAISON DES OBSERVATIONS MICROSCOPIQUES RÉALISÉES SUR LE BOIS D'UNION D'UN AN ET DES OBSERVATIONS MACROSCOPIQUES D'UNION DE DEUX ANS

### *Matériel et méthodes*

Durant l'été de 1965, des arbres de onze clones de porte-greffes appartenant aux espèces *P. domestica* et *P. insititia* et deux clones témoins de *P. cerasifera* et *P. marianna* furent écussonnés avec le cultivar *Canino A 1343* (indemne de viroses connues) dans une pépinière située à Manduel (Gard).

Les arbres furent cultivés en place jusqu'à novembre 1967 et eurent une bonne vigueur. Durant leur croissance, nous avons noté quelques cas de « dérèglement de végétation » sur une série d'arbres et nous avons fait le relevé des ruptures à l'union pouvant être attribuées à l'incom-

patibilité. Les cas de « dérèglement de la végétation » et de rupture à l'union mis à part, les arbres eurent une bonne santé jusqu'à leur arrachage.

Fin 1966, quelques unions furent prélevées sur quelques combinaisons pour préparation de coupes microscopiques dans le bois. Les coupes furent faites suivant un plan longitudinal dans la partie basse des unions et colorées avec la méthode « safranine vert lumière » pour observation des inclusions de parenchyme.

Fin 1967, les arbres furent arrachés et leurs unions observées macroscopiquement après sciage longitudinal (mode d'observation identique à celui indiqué précédemment pour les unions de cinq ans).

## *Résultats*

a) *Observation microscopique du bois d'union d'un an.*

Les coupes pour observation furent faites dans les unions de six porte-greffes (*GF 1380, Brompton, P. 670-3, (Rc × Mn) 5, (Rc × Mn) 2, P. 2455, GF 31*). Nous avons préparé pour chacun d'entre eux de six à dix-huit coupes prélevées sur quatre à huit unions.

TABL

*Observations d'union de deux*
*greffé sur divers*

| Porte-greffes | | Ruptures naturelles avant observation | Nombre d'unions observées | Section d'unions moyenne du tronc (en cm²) | Discontinuité du liber (note/12) | Involution en (mm) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| N° de clone | Désignation | | | | | |
| *(Rc × mn) 5* | *Reine Claude × Mirabelle* ..... | 0/24 | 20 | 9 | 12 | 0,9 |
| *P 2350* | *Reine Claude du Roussillon* ..... | 0/11 | 9 | 14 | 12 | 0,9 |
| *P 1380* | *Reine Claude* Saine (INRA) ..... | 0/28 | 23 | 11 | 12 | 0,7 |
| *Brompton* | *Brompton*..... | 0/38 | 34 | 13 | 12 | 1,4 |
| *(Rc × Mn) 2* | *Reine Claude × Mirabelle* ..... | 0/25 | 21 | 12 | 12 | 1,3 |
| *P 2351* | *Reine Claude du Roussillon* ..... | 0/10 | 10 | 9 | 12 | 1,6 |
| *P 670 3* | *St. Julien* ..... | 1/40 | 35 | 11 | 12 | 1,0 |
| *P 388-3* | Clone issu d'un semis *Reine Claude* | 1/15 | 14 | 10 | 12 | 0,5 |
| *(25 × 391) 1* | *Reine Claude × Coe's Violette*.. | 2/12 | 10 | 9 | 12 | 0,6 |
| *P 2456* | *Marun Ké* ..... | 4/5 | 1 | 14 | 10 | 1,5 |
| *P 2455* | *Quetsche* domestique allemande ..... | 0/1 | 1 | 17 | 18 | 1,5 |
| *GF 8-1* | *P. Marianna* (témoin d'incompatibilité..... | 6/12 | 6 | 19 | 6 | 2,0 |
| *GF 31* | *P. Myrobolan* (témoin) ..... | 1/27 | 26 | 10 | 11 | 1,5 |

*Les préparations montrèrent une excellente compatibilité du porte-greffe* GF 1380 (dix-huit coupes réalisées) et une bonne compatibilité du porte-greffe *Brompton* qui n'ont pas présenté d'inclusions de parenchyme dans le bois. Ce parenchyme a, par contre, été observé sur tous les autres porte-greffes.

b) *Observation macroscopique du bois d'union de deux ans.*

Les résultats obtenus figurent sur le tableau 5 sur lequel les deux dernières lignes sont consacrées à des porte-greffes témoins de la famille des myrobolans et des *marianna*

Les ruptures liées à l'incompatiblité sont importantes dans la pépinière sur deux porte-greffes et un clone témoin.

La continuité du liber est bonne pour tous les porte-greffes, non pour le témoin *marianna GF 8-1.*

Le bois des unions peut être considéré comme continu par quatre porte-greffes (*Rc* × *Mn*) *5, P. 2 350, GF 1 380, P. 670-3* et un témoin (*GF 31*) et discontinu pour

BI, AU 5

ux *s d'abricotier* Canino A 1343
ers *ones de* Prunus

| Discontinuité du bois | | | | | Discontinuité moyenne par arbre en mm | Rapport Section porte-greffe / section greffon |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Répartition des arbres (en %) selon l'importance des discontinuitées observées | | | | | | |
| lus de 30 % de la ligne d'union | de 5 mm à 29 % de la ligne d'union | de 2 à 4,9 mm | 0,1 à 1,9 et défauts douteux | sans | | |
| | | | 10 | 90 | 0 | 1,4 |
| | | | 12 | 88 | 0 | 1,6 |
| | | | 17 | 83 | 0,2 | 1,6 |
| | 9 | | 12 | 79 | 1,4 | 1,2 |
| | 5 | 10 | 29 | 56 | 1,0 | 1,5 |
| 10 | | | 20 | 70 | 4,0 | 1,7 |
| | | | 20 | 80 | 0,3 | 1,4 |
| | | | 37 | 42 | 3,5 | 1,3 |
| | | 30 | 30 | 40 | 2,1 | 1,2 |
| | | | 100 | | 10 | 1,8 |
| | | 100 | | | 3 | 1,1 |
| 33 | | 50 | 17 | | 20 | 1,4 |
| | | | 35 | 65 | 0,4 | 1,7 |

les sept autres et le second témoin. La *Reine-Claude 1380*, sélectionnée par l'I. N. R. A. pour son bon état sanitaire, se comporte de façon très satisfaisante et se montre plutôt plus compatible que les *Reine-Claude* issues de vergers d'abricotiers du Roussillon.

Le porte-greffe ayant la plus mauvaise note pour le liber (*Marunka*) a un mauvais comportement au verger (ruptures nombreuses).

La liaison entre la profondeur de l'involution et la compatibilité (absence de rupture et continuité du bois) n'est pas aussi bonne que dans l'essai précédent. Toutefois les porte-greffes donnant une involution supérieure à 1 mm donnent un bois discontinu à l'union.

La dernière colonne du tableau donne pour les divers porte-greffes le rapport $\frac{\text{section du tronc porte-greffe}}{\text{section du tronc greffon}}$ lors de l'arrachage. Ce rapport évolue au cours de la vie de l'arbre greffé. Sur un arbre adulte, le rapport élevé est généralement considéré comme un indice de bonne nutrition du porte-greffe par le greffon et de bonne association. Dans cet essai, les porte-greffes ayant un rapport bas (égal ou inférieur à 1,3) sont tous incompatibles. Ceux ayant un rapport élevé (supérieur à 1,3) se partagent à peu près également entre compatibles et incompatibles.

En définitive, la relation entre la qualité des unions à un an (coupes microscopiques) et à deux ans (observations macroscopiques) n'est pas parfaite. Elle est bonne pour les porte-greffes *GF 1380* et *Brompton* (compatibles) et pour deux porte-greffes incompatibles. Par contre, un porte-greffe (*Rc* × *Mn*) *2* a donné des unions présentant des îlots de parenchyme lors des observations microscopiques et des unions d'apparence continue lors de l'observation macroscopique à deux ans. Certains îlots de parenchyme sont très petits et ne sont pas macroscopiquement visibles (d'où un léger risque de rupture d'unions pourtant continues lors des observations macroscopiques. Ce risque a été signalé par J. Herrero (1968).

L'observation de coupes microscopiques ne semble pas une méthode vraiment utilisable pour la sélection de porte-greffes. Chaque coupe ne présente qu'une très petite partie d'une union et il serait nécessaire de faire un grand nombre de coupes pour avoir une vue d'ensemble. Toutefois après observation macroscopique d'unions, des coupes microscopiques peuvent être faites dans le bois des meilleures combinaisons pour confirmation de la qualité des unions (appréciation de la différenciation et de la vascularisation des tissus dans la zone de contact, et vérification de l'absence de parenchyme).

## III. — DISCUSSION ET CONCLUSION

### 1. *Méthodologie de la sélection pour la compatibilité des unions*

Les observations réalisées rejoignent celles faites lors de l'étude de la compatibilité des cultivars *Canino* et *Rouge du Roussillon* sur les porte-greffes appartenant au groupe des pruniers à croissance rapide (*P. cerasifera* et *P. marianna*). L'incompatibilité apparaît souvent dès la première année. Mais ce n'est pas toujours le cas et elle est peu marquée à cette époque. Elle se renforce en deuxième et troisième année.

Ces observations rejoignent celles de J. HERRERO (1968) sur des unions du cultivar *Moniqui* greffé sur des clones de myrobolan. Il semble possible de faire une sélection pour les deux cultivars (*Canino* et *Rouge du Roussillon*) en faisant une observation macroscopique fine des unions de *Canino* de trois ans. Lors de cette observation il est nécessaire de tenir compte de tous les défauts rencontrés en dehors du bois (discontinuité du liber, involution cambiale), ceux-ci sont en bonne corrélation avec la discontinuité du bois.

### 2. *Variation des résultats entre les deux essais*

Six porte-greffes sont communs aux deux essais.

Les porte-greffes (*Rc* × *Mn*) *5* et *P. 670-3* sont pratiquement compatibles dans les deux essais.

Les porte-greffes (*Rc* × *Mn*) *2*, (*25* × *391*) *1*, *Brompton* sont compatibles en Gironde, incompatibles dans le Gard. Le porte-greffe *P. 388-3* est incompatible dans les deux vergers.

Nous voyons que l'expression de l'incompatibilité est plus forte dans le Gard qu'en Gironde. Le clone *Canino* du Gard avait un bon état sanitaire (indemne du virus d'incompatibilité Chlorotic Leaf Spot en particulier), celui de la Gironde un mauvais état sanitaire (contaminé par le Prune Dwarf, le Ring Spot, le Chlorotic Leaf Spot et le « dépérissement »). L'incompatibilité rencontrée ne semble pas due à l'état sanitaire puisque les arbres greffés avec un clone sain sont plus incompatibles que les autres.

La plus grande incompatibilité rencontrée dans le Gard est probablement due aux différences de climat. De nombreux auteurs pensent que l'incompatibilité est accentuée par les températures élevées.

### 3. *Qualité des unions et santé des arbres*

Outre les cas de rupture à l'union déjà signalés, nous avons noté quelques cas de mortalité dans le verger de l'Ile d'Arcins (Gironde), six cas de « dérèglement de la végétation » et quatre cas de chancres sur 250 arbres cultivés. La mortalité rencontrée est indépendante de la qualité des unions. Compte tenu du milieu assez défavorable de l'Ile d'Arcins, on peut dire que les combinaisons présentant des unions solides peuvent vivre au verger pendant au moins cinq ans. Un comportement satisfaisant de tels arbres après la cinquième année est possible et même probable.

A Manduel (Gard) tous les arbres eurent une bonne santé jusqu'à leur arrachage sauf ceux rompus à l'union et trois arbres greffés sur *P. 388-3* qui présentèrent tous les symptômes classiques du « dérèglement de la végétation » (débourrement précoce, nécrose cambiale due au froid hivernal et mort des arbres fin 1968). Un certain nombre d'arbres greffés sur ce porte-greffe avaient présenté les mêmes symptômes à l'Ile d'Arcins. Par ailleurs, ce « dérèglement de la végétation » a été de nouveau observé dans une expérience en cours. Les causes de cet aspect dépérissant sont mal définies : les unions ne sont pas plus mauvaises sur ce porte-greffe que sur d'autres donnant des arbres d'aspect normal. Les cas rencontrés à l'Ile d'Arcins sur *Canino* pouvaient être attribués à l'état sanitaire du cultivar utilisé. Le clone *A. 1343* du second essai est sain et considéré comme indemne du « dérèglement de la végétation » (observation de nombreux arbres obtenus par multiplication végétative) et le porte-greffe

*P. 388-3* n'a pas donné de réactions sur les indicateurs du « dérèglement de la végétation ».

4. *Sélection des porte-greffes.*
*Influence de ceux-ci sur la santé de l'arbre greffé*

Compte tenu des observations réalisées, les porte-greffes suivants, présentant de bonnes garanties de solidité des unions, semblent pouvoir être retenus pour l'étude de performances agronomiques :

*P. 670-3*, (*Rc* × *Mn*) *5*, étudiés dans les deux essais,
*GF 1380* étudié à Manduel (Gard).
*P.* (*107* × *25*) *3*, (*P. 25* × *501*) *1*, étudiés à l'Ile d'Arcins (Gironde).

On remarquera que, mis à part le clone *P. 670-3* (issu de Saint-Julien), les clones retenus sont tous des descendants de *Reine-Claude*.

*La* Reine-Claude GF 1380 *donne, avec* Canino, *des unions de très bonne qualité* (*observations macroscopiques et microscopiques*). *Compte tenu de son bon état sanitaire, elle semble pouvoir être recommandée dès maintenant aux agriculteurs du Roussillon pour les deux cultivars.*

Des observations réalisées dans un autre verger du Sud-Ouest montrent que les porte-greffes *P. domestica* et myrobolan sensibilisent les greffons aux maladies bactériennes par rapport aux porte-greffes Pêcher et Abricotier. Il faut donc être prudent dans l'utilisation de ces porte-greffes. Une étude du comportement au champ dans les régions de culture est nécessaire après étude de la qualité des unions.

D'une façon générale, les pruniers domestiques étudiés sont plus compatibles avec les deux cultivars étudiés que les pruniers à croissance rapide (*P. myrobolan* et *P. marianna*).

Une étude identique à celle décrite ici est actuellement en cours sur une cinquantaine de clones de *P. domestica*. D'après les premiers résultats, cette étude doit permettre la pré-sélection d'une dizaine de nouveaux clones de porte-greffes compatibles avec le cultivar *Canino*.

*Reçu pour publication en juin 1970.*

## REMERCIEMENTS

Nous remercions MM. Chennevière, Gall et Germain, chefs d'exploitation des domaines expérimentaux I. N. R. A. de l'Ile d'Arcins (Gironde) et de Manduel (Gard) pour leur concours apporté lors de cette étude, MM. Marenaud et Olivier qui ont indexé les cultivars et quelques porte-greffes de l'essai.

## SUMMARY

RESEARCH ON THE GRAFTING COMPATIBILITY OF SEVERAL *PRUNUS ARMENIACA* (KOEHNE) CULTIVARS ON DIFFERENT TYPES OF *PRUNUS*

II. — COMPATIBILITY OF *CANINO* AND *ROUGE DU ROUSSILLON* CULTIVARS ON DIFFERENT *PRUNUS DOMESTICA* CLONES

Plum rootstocks are widely cultivated in France for the two cultivars, but in practice rarely give satisfaction owing to poor sanitary conditions and inadequate selection. Therefore we have undertaken an effort at selection on the rootstocks of the *Prunus domestica* group.

In the first experiment, the cultivars *Canino* and *Rouge du Roussillon* were grafted on twenty three Plum clones and the unions obtained were macroscopically observed one year and five years later. There is a clear relation between the quality of unions after one year and quality obtained after five years. However the correlation is not good enough to make a definitive selection during the first year.

In a second experiment, the cultivar *Canino* was grafted on eleven *Prunus domestica* clones and the unions were microscopically observed after one year and macroscopically after two years. The microscopic sections showed parenchyma inclusions in the xylem of the union in four combinations out of six studied and there was quite a good correlation between the results obtained in the micro and macroscopic observations.

The observations made in these two experiments connect the ones made during the research on the compatibility of the same two cultivars on the rootstocks belonging to the group of fast growing Plums (*P. cerasifera* and *P. marianna*). Incompatibility often appears as soon as the first year but only slightly. It increases during the second and third years and it seems possible to make a selection of rootstocks for the two cultivars by making a sharp macroscopic observation of the *Canino* unions after three years.

The research carried out has permitted pre-selection of five rootstocks (four of them are *Grenegages* or progenie clones of this variety).

The Plum rootstocks seem to make the grafts more sensitive to bacterial diseases (*Pseudomonas syringae*) compared with the apricot seedling rootstock).

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DUQUESNE J., 1969. Étude de la compatibilité de greffe de quelques cultivars de *Prunus armeniaca* (KOEHNE) sur divers types de *Prunus*. I. Compatibilité des cultivars *Canino* et *Rouge du Roussillon* sur divers clones de *Prunus cerasifera* (EHRH.) et hybrides interspécifiques. *Ann. Amélior. Plantes*, **19** (4), 419-441.

HERRERO CATALINA J., 1968. Manifestations physiques et histologiques de l'incompatibilité. *Séminaire d'Horticulture scientifique*, Gembloux.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (4), 469-483.

# ÉTUDES CYTOLOGIQUES CHEZ LES *PRUNUS*

## I. — Espèces de la section *Euprunus*

G. SALESSES
avec la collaboration technique de A. Bonnet et Marie-Josée Goriou

*Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,*
*Centre de Recherches de Bordeaux, 33 - Pont-de-la-Maye*
*Institut national de la Recherche agronomique*

RÉSUMÉ

Chez les Pruniers, l'acquisition de connaissances cytogénétiques précises semble très souhaitable pour l'édification et la réalisation de nombreux programmes d'hybridation interspécifique pouvant conduire soit à l'amélioration ou à la synthèse de variétés, soit à la création de porte-greffes nouveaux.

Après avoir décrit les techniques d'études chromosomiques tant en mitose qu'en méiose, les résultats des diverses observations portant sur les caryotypes et les comportements méiotiques sont exposés et discutés.

## INTRODUCTION

L'hybridation interspécifique semble offrir de réelles possibilités, chez les *Prunus*, tant pour l'amélioration ou la création de variétés que pour la synthèse de nouveaux porte-greffes. Pour de nombreux objectifs dont la réalisation repose sur une possibilité d'introgression, une étude cytologique précise paraît très souhaitable.

Nous avons précédemment (Salesses, 1967) fait le point des connaissances cytogénétiques acquises : elles sont en général très fragmentaires. L'utilisation des diverses espèces dans un programme d'hybridation interspécifique nécessite des études à la fois plus précises et plus complètes.

Par ailleurs, l'étude de la morphologie des chromosomes et des homologies chromosomiques éventuelles entre espèces, pourrait constituer le meilleur critère permettant de clarifier les diverses classifications, souvent très confuses, du genre *Prunus*.

L'objet du présent mémoire est de présenter les techniques et les résultats d'observations cytologiques conduites sur les principales espèces de la section *Euprunus* (1).

## I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

### A. — *Le matériel végétal*

Au sein du sous-genre *Prunophora*, la section *Euprunus* groupe ce que l'on appelle généralement les Pruniers.

Cinq espèces constituant une série polyploïde de base $x = 8$ sont étudiées dans le présent travail :

1. *Prunus cerasifera*, diploïde ($2n = 16$) est une espèce à croissance rapide, à fruits petits et de qualité très médiocre, utilisée uniquement comme porte-greffe et connue sous le nom de Myrobolan.

Trois clones différents seront étudiés :

*P. 18*
*P. 2175*
*P.16-5*

ainsi que deux (*357* et *188*) de *P. cerasifera* sous-espèce *ussuriensis*.

2. *Prunus salicina*, diploïde ($2n = 16$), originaire de Chine, espèce à croissance rapide, à fructification importante, à fruits de qualité assez bonne, constitue la base génétique du groupe appelé Prunier japonais, la plupart étant en effet des représentants de l'espèce *salicina* ou des hybrides entre *salicina* et *cerasifera* ou une autre espèce diploïde (*P. nigra*, *P. munsoniana*, *P. angustifolia*, étrangères à la section *Euprunus*) ou encore des hybrides complexes entre *salicina* et plusieurs espèces diploïdes.

L'étude portera sur des individus considérés comme *salicina*:

Variété *Santa Rosa*, clone *P. 1073*,
Variété *Burbank*, clone *P. 2128*,
Type *salicina*,
Type *triflora*, considéré comme synonyme de *salicina*.

3. *Prunus spinosa* ($2n = 32$) est la seule espèce tétraploïde de la section. Ces arbres épineux communément appelés prunelliers sont caractérisés par des fruits de petite taille bleu foncé, violacés à maturité et par une croissance lente.

Plusieurs souches d'origines diverses ont été étudiées :

*Sp. 106*
*Sp. 106 bis*
*Sp. 51*
*Sp. 54*
*Sp. 55*
*Sp. 2171* (U. R. S. S.)

4. *Prunus domestica* ($2n = 48$) espèce hexaploïde, représente la majorité des pruniers dits européens ou domestiques à fruits de très bonne qualité et à croissance lente. Plusieurs variétés seront étudiées :

*Reine Claude P. 248*
*Reine Claude P. 1947*
*Prune d'Ente GF. 707*
*Prune d'Ente P. 742*
Prune de table *Early Laxton*.

5. *Prunus insititia* ($2n = 48$), espèce hexaploïde, est difficile à différencier, morphologiquement, de l'espèce précédente ; des variétés cultivées, telles que Quetsches (2) et Mirabelles, sont classées généralement parmi les *Prunus insititia*. Ces deux variétés seront étudiées.

(1) Cf. classification du genre *Prunus* selon REHDER.
(2) Les Quetsches communément dans l'espèce *domestica* sont rattachées quelquefois à l'espèce *insititia* ou encore à une troisième espèce apparentée, *economica*.

B. — *Les méthodes*

L'absence de travaux en ce qui concerne le genre *Prunus*, explique le manque de techniques adaptées à ce matériel dont les chromosomes sont de petite taille et difficilement colorables.

Les études chromosomiques ont donc nécessité la mise au point de techniques tant pour l'étude des mitoses que pour celle des méioses.

1. *Observation des mitoses.*

Nous la réalisons uniquement sur pointes de jeunes racines. La mise au point d'une méthode a fait l'objet d'une précédente note (Salesses, 1967). Cette méthode a subi des modifications de détail, conduisant en général à une rapidité d'exécution accrue.

En voici les étapes principales :

*Préfixation* dans une solution saturée d'alpha-monobromonaphtalène pendant 2 h 45 à 4°C.

*Fixation* : alcool acétique (3 : 1) pendant 24 heures à la même température.

*Coloration* : réalisée dans le réactif de Schiff après une hydrolyse dans l'HCl (5N) à la température du laboratoire (Itikawa et Ogura, 1954), pendant vingt minutes. Les racines doivent rester trois à quatre heures dans le réactif.

*Macération* : les racines, directement sorties de ce réactif, sont placées, à la température du laboratoire, dans une solution aqueuse de pectinase ; à titre indicatif, l'utilisation à 1 p. 100 du produit vendu par la compagnie Rohm and Haas sous le nom de Pectinol 59 L, donne de bons résultats. Le temps d'action de la pectinase varie suivant l'état des racines mais se situe en moyenne entre une heure et une heure et demie.

*Écrasements* : réalisés dans l'eau acétique à 45 p. 100 ou dans du carmin acétique si la coloration des chromosomes est trop faible.

Cette méthode peut être utilisée pour les arbres fruitiers à pépins et la vigne.

2. *Observation des méioses.*

Réalisée sur cellules mères de grains de pollen, cette étude est rendue délicate du fait d'un étalement difficile des cellules et d'une dispersion souvent médiocre des chromosomes.

L'originalité de la technique utilisée repose sur une double fixation à froid d'abord puis à chaud ; en voici le déroulement :

*Fixation* : un repérage général sur plusieurs bourgeons d'un arbre est réalisé par écrasement d'anthères dans une goutte de carmin acétique ferrique (carmin acétique à 1 p. 100 préparé selon Belling). Après ce repérage de stade, un nombre assez grand de bourgeons est récolté, de préférence entre 11 h et 15 h, dans le fixateur de Carnoy (alcool absolu, chloroforme, acide acétique : 6 : 3 : 1) auquel on ajoute des traces de perchlorure de fer. Ils y séjournent vingt-quatre heures.

Dans un deuxième temps, les bourgeons sont débarrassés des écailles et plongés dans du Carnoy sans perchlorure de fer, à 66°C pendant 5 à 8 minutes. (Si un stockage est nécessaire pour une longue durée, il est réalisé, dans le Carnoy ou l'alcool à 70°, sans fixation à chaud ; les tubes sont alors conservés au réfrigérateur.).

*Coloration* : après la fixation à chaud, les bourgeons légèrement fendus d'un coup de scalpel sont placés dans un tube contenant du carmin de Belling, pendant un temps minimum de 48 heures. Les anthères sont ensuite écrasées entre lame et lamelle dans une goutte de carmin acétique ferrique. Dispersion et coloration sont facilitées par un léger chauffage au-dessus d'une lampe à alcool.

L'intensité de la coloration varie suivant le matériel végétal : les bourgeons manquant de coloration sont placés dans un tube contenant une petite quantité de carmin ferrique, pendant 24 à 48 heures. Une surcoloration, du cytoplasme en particulier, peut être diminuée en réalisant les écrasements dans une goutte d'acide acétique à 45 p. 100.

*Stockage* : Le stockage du matériel peut se réaliser dans le carmin de Belling, au réfrigérateur pendant de nombreux mois.

*Conservation des lames et montage en préparation permanente* : les lames préparées comme décrit ci-dessus peuvent être lutées à la dissolution et conservées au congélateur pendant quelques jours.

Toutefois pour un montage en préparation permanente, il est préférable, avant écrasement, d'enduire la lamelle d'albumine glycérinée. La technique classique avec décollage de la lamelle dans une boîte de Laveran contenant de l'acide acétique à 45 p. 100, puis déshydratation dans une série d'alcools donne en général pour notre matériel d'assez mauvais résultats : surcoloration du

cytoplasme et cellules mères détériorées. Nous lui préférons de beaucoup la technique suivante : les préparations lutées sont placées dans un congélateur (— 18°C à — 20°C) pendant 24 heures. Après avoir enlevé la dissolution, on sépare lame et lamelle en passant sous cette dernière une lame de scalpel ; lame et lamelle sont ensuite plongées pendant environ deux minutes dans chacun des bains suivants :

alcool-acide acétique 9 : 1
alcool à 96°,
alcool absolu,

puis le montage s'effectue à l'Euparal.

3. *Observations concernant fertilités mâles et femelles.*

Pour se faire une idée de la fertilité mâle des espèces, des observations concernant la constitution du pollen sont réalisées. Celui-ci, récolté juste avant l'anthèse, est coloré sur lame dans une goutte de carmin de Belling.

D'autre part, quelques observations sont aussi réalisées sur la germination pollinique ; celle-ci est conduite artificiellement sur milieu gélosé, contenant 15 p. 100 de saccharose, en boîte de Petri.

La fertilité femelle est estimée en fécondation libre, par calcul du taux de nouaison. Nous nous heurtons ici à des difficultés du fait des conditions climatiques très variables, conduisant en général à une sous-estimation de la fertilité réelle.

## II. — ÉTUDES CYTOLOGIQUES

### A. — *Morphologie des chromosomes*

Dans de nombreux cas, l'étude de la morphologie des chromosomes peut, à elle seule, suffire à la détermination d'une espèce. Ces observations ne peuvent être menées à bien sans des techniques très fines ; encore faut-il que le matériel se prête, en particulier par une taille acceptable des chromosomes, à de telles analyses. A notre connaissance il n'en est point ainsi pour les espèces de la section *Euprunus*.

Toutefois, sur de bonnes préparations, nous avons pu, avec la technique décrite plus haut, mettre en évidence chez les espèces diploïdes *P. cerasifera* et *P. salicina* la présence de deux chromosomes beaucoup plus longs que les autres (sensiblement une fois et demie la taille moyenne des sept autres paires). Ces deux chromosomes présentent une constriction centrométrique submédiane. Deux chromosomes sont légèrement plus courts, avec une constriction subterminale ; enfin parmi les douze autres il est difficile de voir une différence quant à la taille ; toutefois, deux paires présentant une constriction centrométrique médiane, celle-ci étant submédiane chez les quatre autres paires. Ces dernières observations ont été réalisées sur deux préparations particulièrement claires. Une esquisse de caryogramme peut être établie, compte tenu de ces observations qui demanderont confirmation par des études plus nombreuses et plus précises.

Au cours de nombreux dénombrements sur *P. spinosa* tétraploïde et sur *P. domestica* ou *P. insititia* hexaploïdes, nous avons observé la présence, respectivement, de quatre et six chromosomes longs semblant avoir une structure identique à celle observée chez les espèces diploïdes. Il en est de même pour les chromosomes courts à centromètre subterminal.

Ceci pourrait impliquer qu'une espèce diploïde unique ait donné naissance aux espèces étudiées, par le jeu de la polyploïdie.

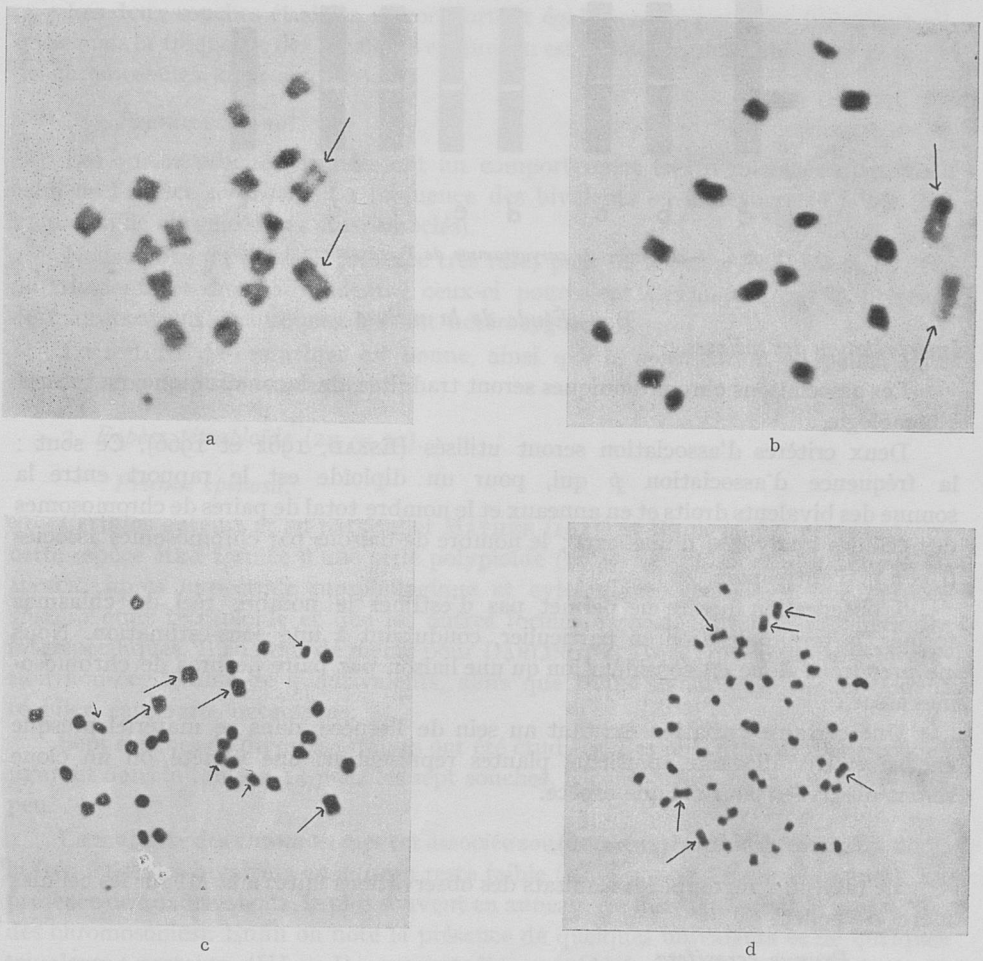


FIG. 1. — *Mitose*

a) *P. cerasifera* ($2n = 16$) × 3750 ;
b) *P. salicina* ($2n = 16$) × 3750 ;
c) *P. spinosa* ($2n = 32$) × 1250;
d) *P. domestica* ($2n = 48$) × 1250.

Les flèches indiquent les petits et les grands chromosomes, quand ils sont clairement visibles sur les photographies.

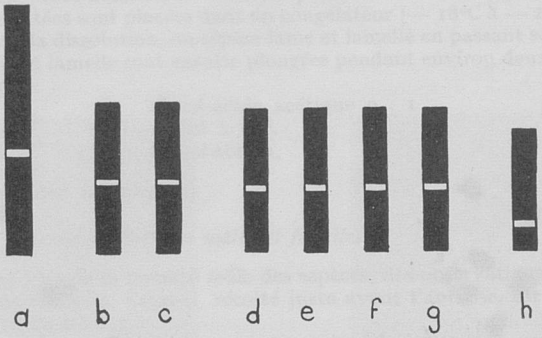



FIG. 2. — *Esquisse de caryogramme de* P. cerasifera (× 18000

## B. — *Étude de la méiose*

*Interprétation des méioses.*

Les associations chromosomiques seront traduites, de façon classique, en termes d'homologie.

Deux critères d'association seront utilisés (ESSAD, 1962 et 1966). Ce sont : la fréquence d'association $p$ qui, pour un diploïde est le rapport entre la somme des bivalents droits et en anneaux et le nombre total de paires de chromosomes des cellules analysées, d'une part ; le nombre de liaisons par chromosomes associés (l. c. a.), d'autre part.

L'observation directe ne permet pas d'estimer le nombre réel de chiasmas formés, la terminalisation en particulier, conduisant à une sous-estimation. Nous ne prendrons donc en considération qu'une liaison par paire de bras de chromosomes associés.

Une certaine variation existant au sein de l'espèce, dans ce matériel presque exclusivement allogame, plusieurs plantes représentant une variété ou un clone seront observées pour chaque espèce.

1. *Espèces diploïdes* ($2n = 16$).

Le tableau I regroupe les résultats des observations faites à la MI sur les cellules mères de pollen.

*Prunus cerasifera.*

Plusieurs auteurs, en particulier DARLINGTON, ont pu noter la présence régulière de huit bivalents chez tous les types étudiés.

Les trois souches étudiées dans le cadre de ce travail présentent un comportement méiotique d'espèce diploïde typique. Nous devons seulement remarquer la faible fréquence de bivalents en anneaux (18 à 25 p. 100 des chromosomes sont ainsi associés), ce qui est général chez les *Prunus*.

Peu d'anomalies ont été observées si ce n'est :

— la présence rare d'un pont anaphasique dû sans doute à une mauvaise terminalisation des chiasmas de l'un des bivalents ou à une inversion ;

— un léger déphasage entre les cellules filles issues d'une même cellule mère, lors des divisions II.

La fertilité de ces plantes étant bonne, le pollen bien constitué (85 à 98 p. 100), ces anomalies ne semblent pas avoir une grande influence.

*Prunus ussuriensis* (sous-espèce de *P. cerasifera*).

Les deux souches étudiées se comportent également comme des diploïdes typiques, mais la fréquence des bivalents en anneau est ici encore plus faible (9 et 12 p. 100 de chromosomes ainsi associés).

*Prunus salicina.*

Les quatre souches étudiées ont un comportement très régulier, comparable à celui de l'espèce *cerasifera*. La fréquence des bivalents en anneau reste faible (8 à 21 p. 100 de chromosomes ainsi associés).

Nous avons pu noter la présence très rare, pour les souches *P. 1073* et *P. 2128* de trivalents et de quadrivalents ; ceux-ci pourraient s'expliquer par la présence de translocations réciproques à l'état hétérozygote.

La fertilité de ces arbres est bonne, ainsi que la constitution du pollen (plus de 80 p. 100 de grains normaux).

2. *Espèce tétraploïde* ($2n = 32$).

*Prunus spinosa.*

Certains auteurs et en particulier MATHER (1937) et BRUN (1963) pensaient que cette espèce était formée d'une série polyploïde ($2n = 24$, 32, 40 et 48). Mais WEIMARCK, après une étude morphologique et cytologique, confirmait que l'espèce *spinosa* était tétraploïde et que les autres formes correspondaient à des hybrides interspécifiques. Il en était de même pour DARLINGTON (1930) qui notait une formation non-négligeable de quadrivalents, alors que BRUN signalait un comportement régulier, sauf rares exceptions.

Sept souches de diverses origines ont été étudiées. Les résultats des observations figurent dans le tableau I ; pour les sept souches, le comportement méiotique diffère peu.

La majorité des chromosomes est associée sous forme de bivalents (94 à 98 p. 100); la fréquence des bivalents en anneau reste faible (3 à 8 p. 100 des chromosomes). La présence de quadrivalents, le plus souvent en anneau, est fluctuante (0,86 à 3,70 p. 100 des chromosomes). Enfin on note la présence de quelques univalents et de quelques trivalents ; certains, (III + I), peuvent être considérés comme des quadrivalents potentiels.

Les anomalies sont très rares : il s'agit surtout de quelques ponts sans fragments observés surtout pour la souche 33-0.

Toutes les répartitions anaphasiques étudiées se sont avérées régulières de type 16 : 16.

La présence, pour toutes les souches analysées, de quadrivalents, pourrait dénoter une certaine trace d'autopolyploïdie mais la fréquence de ces configurations est trop faible pour conclure à la présence d'un génome à l'état quadruple. On pourrait alors considérer *spinosa* comme une espèce allopolyploïde segmentaire. Dans cette éventualité, on peut supposer qu'elle dérive soit d'une hybridation entre deux espèces très voisines, soit d'un autotétraploïde ayant évolué par suite de l'accumulation

de remaniements structuraux. Mais pour conclure de façon définitive, il serait souhaitable d'analyser le comportement d'un autotétraploïde vrai dans le genre *Prunus* ; il n'en existe pas à notre connaissance.

3. *Espèces hexaploïdes* ($2n = 48$).

Les deux espèces hexaploïdes *P. domestica* et *P. insititia* furent étudiées comparativement par MATHER (1937). Pour lui, le comportement plus régulier de *P. insititia* (90 à 98 p. 100 de bivalents contre 52 à 89 p. 100, paraissait indiquer une origine plus ancienne pour cette espèce.

Cependant, des travaux de KOBEL et DARLINGTON font état d'une formation presque exclusive de bivalents chez *P. domestica*.

TABL

*Étude en MI du comportement*

| Espèce et (variétés) | N° de souche | $2n =$ | Nbre de cell. analy. | I | | | II droit | | | II anneau | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | extrêmes | Moy. | %chr. | extrêmes | Moy. | % chr. | extrêmes | Moy. | % chr. |
| *Cerasifera* | P. 18 | 16 | 116 | 0-2 | 0,01 | 0,86 | 1-8 | 5,88 | 73,59 | 0-7 | 2,06 | 25,32 |
| | P. 2175 | 16 | 97 | 0-2 | 0,006 | 0,38 | 2-8 | 6,17 | 77,19 | 0-6 | 1,79 | 22,42 |
| | P. 16-5 | 16 | 97 | 0-2 | 0,01 | 1,03 | 3-8 | 6,46 | 80,79 | 0-5 | 1,45 | 18,17 |
| *Ussuriensis* | 188 | 16 | 36 | 0-2 | 0,05 | 0,34 | 5-8 | 7,00 | 87,50 | 0-3 | 0,97 | 12,15 |
| | 357 | 16 | 53 | 0-2 | 0,15 | 0,94 | 6-8 | 7,17 | 89,62 | 0-2 | 0,75 | 9,43 |
| *Salicina* | — | 16 | 97 | 0-2 | 0,06 | 0,38 | 4-8 | 7,25 | 90,72 | 0-4 | 0,71 | 8,89 |
| (*Santa-Rosa*) | P.1073 | 16 | 99 | 0-4 | 0,37 | 2,33 | 3-8 | 6,08 | 76,01 | 0-4 | 1,69 | 21,21 |
| (*Burbank*) | P. 2128 | 16 | 107 | 0-4 | 0,14 | 0,87 | 3-8 | 6,71 | 83,99 | 0-4 | 1,19 | 14,95 |
| *Triflora* | — | 16 | 94 | 0-2 | 0,68 | 0,53 | 4-8 | 6,77 | 84,70 | 0-3 | 1,18 | 14,76 |
| *Spinosa* | 106 | 32 | 113 | 0-4 | 0,12 | 0,38 | 10-16 | 14,53 | 90,81 | 0-4 | 0,97 | 6,08 |
| | 106 *bis* | 32 | 29 | 0-2 | 0,06 | 0,21 | 11-16 | 15,58 | 97,41 | 0-1 | 0,13 | 0,86 |
| | 51 | 32 | 100 | 0-2 | 0,04 | 0,12 | 10-16 | 14,58 | 91,12 | 0-4 | 1,19 | 7,43 |
| | 54 | 32 | 38 | 0-2 | 0,05 | 0,16 | 13-16 | 15,28 | 95,55 | 0-2 | 0,47 | 2,96 |
| | 55 | 32 | 66 | 0-2 | 0,37 | 0,85 | 12-16 | 14,33 | 89,58 | 0-4 | 1,34 | 9,42 |
| | 2171 | 32 | 51 | 0-2 | 0,23 | 0,73 | 11-16 | 14,78 | 92,40 | 0-3 | 0,66 | 4,16 |
| | 33-0 | 32 | 44 | 0-2 | 0,09 | 0,28 | 11-16 | 14,56 | 91,05 | 0-3 | 0,52 | 3,26 |

Nos observations ont porté sur cinq types de *P. domestica* et trois de *P. insititia* : le tableau 2 groupe les principaux résultats.

En voici les faits essentiels.

*Prunus domestica.*

Les chromosomes sont essentiellement associés sous forme de bivalents (90 à 99 p. 100) la fréquence des bivalents en anneau étant ici encore faible (5 à 12 p. 100 des chromosomes).

Dans la plupart des types étudiés, on observe quelques associations complexes, surtout quadrivalents, mais celles-ci sont peu fréquentes (0,00 à 0,83 p. 100 des chromosomes).

EAU I

*méiotique des espèces di- et tétraploïdes*

| III | | | III + I | | | IV | | | P | l. c. a. | Fertil. Pollin. % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| extrêmes | Moy. | % chr. | extrêmes | Moy. | % chr. | extrêmes | Moy. | % chr. | | | |
| — | — | — | 0- | — | — | — | — | — | 0,99 | 0,56 | 84 |
| | | | | | | | | | 0,99 | 0,61 | 94 |
| | | | | | | | | | 0,98 | 0,59 | 98 |
| | | | | | | | | | 0,99 | 0,56 | 98 |
| | | | | | | | | | 0,99 | 0,54 | |
| | | | | | | | | | 0,99 | 0,54 | 77 |
| 0-1 | 0,01 | 0,18 | | | | 0-1 | 0,01 | 0,18 | 0,97 | 0,61 | 86 |
| 0-1 | 0,009 | 0,17 | | | | | | | 0,99 | 0,57 | 82 |
| — | — | — | | | | | | | 0,99 | 0,57 | 90 |
| 0-4 | 0,08 | 0,82 | 0-1 | 0,05 | 0,66 | 0-1 | 0,09 | 1,21 | 0,99 | 0,53 | 96 |
| 0-2 | 0,06 | 0,64 | — | — | — | 0-1 | 0,06 | 0,86 | 0,99 | 0,50 | 95 |
| 0-2 | 0,02 | 0,18 | — | — | — | 0-1 | 0,09 | 1,12 | 0,99 | 0,54 | 84 |
| — | — | — | — | — | — | 0-1 | 0,10 | 1,31 | 0,99 | 0,52 | |
| — | — | — | — | — | — | 0-1 | 0,09 | 1,13 | 0,99 | 0,54 | |
| — | — | — | — | — | — | 0-2 | 0,21 | 2,69 | 0,99 | 0,52 | |
| — | — | | 0-1 | 0,13 | 1,70 | 0-2 | 0,29 | 3,69 | 0,99 | 0,53 | 90 |

TABL

*Étude en MI du comportement*

| Espèce et (variétés) | N° de souche | $2n$ = | Nbre de cell. analy. | I | | | II droit | | | II anneau | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | extrêmes | Moy. | % chr. | extrêmes | Moy. | % chr. | extrêmes | Moy. | % chr |
| *Domestica* | | | | | | | | | | | | |
| (*E. Laxton*) | | 48 | 50 | 0-4 | 0,24 | 0,50 | 19-24 | 21,56 | 89,83 | 0-5 | 2,12 | 8,83 |
| (*Pr. d'Ente*) | 707 | 48 | 66 | 0-4 | 0,48 | 1,01 | 14-24 | 21,46 | 89,45 | 0-5 | 2,04 | 9,52 |
| — | 742 | 48 | 44 | 0-4 | 0,36 | 0,75 | 19-24 | 21,63 | 90,15 | 0-5 | 2,04 | 8,52 |
| (*R. Claude*) | 248 | 48 | 26 | 0-2 | 0,15 | 0,32 | 19-24 | 22,61 | 94,23 | 0-3 | 1,23 | 5,12 |
| — | 1497 | 48 | 21 | 0-4 | 1,36 | 2,97 | 18-22 | 19,40 | 84,72 | 1-6 | 2,81 | 12,30 |
| *Insititia* | | | | | | | | | | | | |
| (*Quetsche*) | P. 149 | 48 | 48 | 0-8 | 1,20 | 2,51 | 18-23 | 21,39 | 89,14 | 0-5 | 1,79 | 7,46 |
| — | P. 238 | 48 | 22 | 0-2 | 0,63 | 1,32 | 20-24 | 23,13 | 96,40 | 0-2 | 0,27 | 1,13 |
| (*Mirabelle*) | P. 332 | 48 | 31 | 0-2 | 0,12 | 0,26 | 21-24 | 22,29 | 92,87 | 0-3 | 1,58 | 6,58 |

Ces quadrivalents nous conduisent à conclure qu'il existe, dans cette espèce, trace d'autopolyploïdie. Nous pouvons, de même que pour *P. spinosa*, penser que cette espèce appartient à la fois au type allopolyploïde segmentaire et au type allopolyploïde vrai.

La fertilité de cette espèce est bonne, de même que la constitution du pollen et les anomalies méiotiques notées sont très rares ; c'est, en particulier chez la *Reine Claude P. 248*, la présence d'un bivalent non disjoint retardataire, visible encore en télophase I.

Quelques univalents sont enfin observés mais leur fréquence reste faible (0,32 à 2,97 % de chromosomes).

*Prunus insititia*

De même que pour la précédente espèce, nous observons que 96 à 99 % des chromosomes sont associés sous forme de bivalents, essentiellement droits. La fréquence des quadrivalents est aussi du même ordre.

Le comportement des deux espèces hexaploïdes est donc très semblable.

Les anomalies rencontrées sont très rares : il s'agit surtout d'un bivalent retardataire chez *P. 149*. Chez ce même individu si la répartition en anaphase est le plus souvent symétrique, une anaphase de type 27 : 21 a pu être observée.

La constitution du pollen ainsi que la fertilité des trois individus étudiés sont bonnes.

EAU 2

*méiotique des espèces hexaploïdes*

| III | | | III + I | | | IV | | | P | *l. c. a.* | Fertil. Pollin. % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| extrêmes | Moy. | % chr. | extrêmes | Moy. | % chr. | extrêmes | Moy. | % chr. | | | |
| — | — | — | — | — | — | 0-1 | 0-1 | 0,83 | 0,99 | 0,54 | 98,5 |
| — | — | — | 0-2 | 0,06 | 0,50 | 0-1 | 0,06 | 0,50 | 0,99 | 0,54 | 97 |
| — | — | — | 0-1 | 0,02 | 0,18 | 0-1 | 0,04 | 0,37 | 0,99 | 0,54 | 97 |
| — | — | — | — | — | — | 0-1 | 0,03 | 0,32 | 0,99 | 0,52 | |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | 0,97 | 0,56 | |
| — | — | — | 0-1 | 0,06 | 0,52 | 0-1 | 0,04 | 0,34 | 0,97 | 0,54 | 97 |
| — | — | — | 0-1 | 0,09 | 0,75 | 0-1 | 0,04 | 0,37 | 0,98 | 0,53 | |
| — | — | — | — | — | — | 0-1 | 0,03 | 0,26 | 0,99 | 0,53 | |

## III. — DISCUSSION

Le comportement de *P. cerasifera* et de *P. salicina* est typiquement celui rencontré pour des espèces diploïdes vraies.

En ce qui concerne *P. spinosa*, malgré l'absence de données concernant le comportement d'un autotétraploïde vrai chez les *Prunus*, nous pouvons penser qu'il s'agit d'un allopolyploïde segmentaire pour lequel la formation de bivalents pourrait s'expliquer par des associations homogénétiques de type SS et $S_1S_1$ et celle des quadrivalents par les associations très rares de type SS $S_1S_1$. En première approximation, en ce qui concerne l'utilisation de cette espèce dans un programme d'hybridation, nous pouvons considérer que nous avons un allotétraploïde à comportement diploïde typique.

Les espèces hexaploïdes étudiées ici (*P. domestica* et *P. insititia*) seraient selon divers auteurs, des amphidiploïdes de type :

*P. cerasifera* × *P. spinosa* pour *P. domestica* (Crane, 1949) ;

*P. cerasifera* × *P. curdica* (sous-espèce de *spinosa*) pour *P. insititia* (Kovalev et Kostina, 1935).

Cette hypothèse, en ce qui concerne *P. domestica*, semblait confirmée par Rybine (1936), après l'obtention de deux individus hexaploïdes à partir du croisement (*P. cerasifera* × *P. spinosa*) et leur étude morphologique.

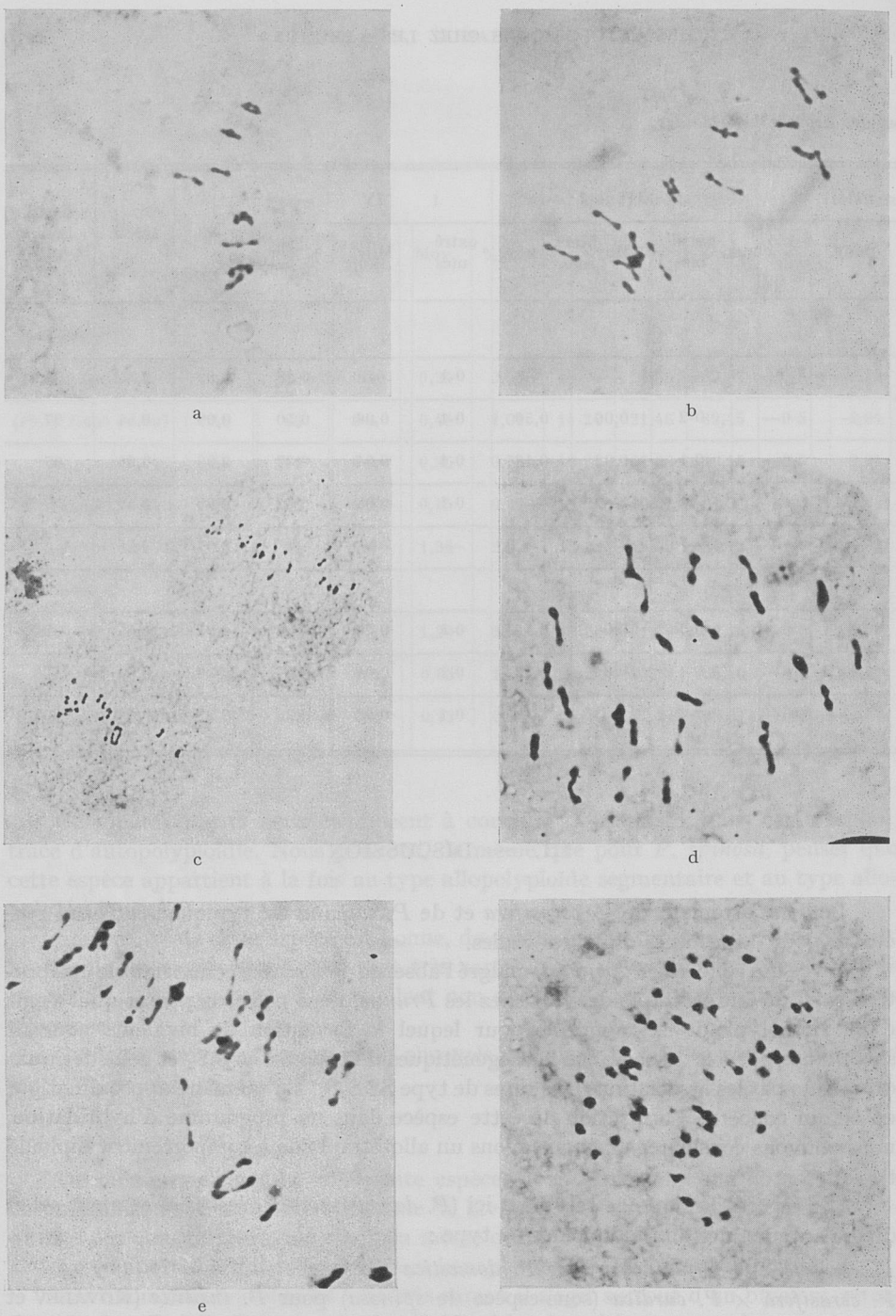



FIG. 3. — *Méiose*

a) *P. triflora* ($2n = 16$) 7 II*d* + 1 II*a* (× 1250) ;
b) *P. spinosa* 15 II*d* + 1 II*a* (× 1250) ;
c) *P. spinosa* 1 IV en anneau (× 625) ;
d) *P. domestica* 24 II (× 1250) ;
e) *P. domestica* (Early Laxton) 24 II (× 1250);
anaphase chez *P. domestica* avec disjonction symétrique 24 24.

A notre connaissance, aucune preuve cytogénétique n'existe à ce jour.

Si nous attribuons, en considérant le comportement des individus étudiés, les formules génomiques suivantes :

*P. cerasifera* : CC
*P. spinosa* : SS $S_1S_1$

le comportement théorique des pruniers hexaploïdes, dont le génome serait

CC SS $S_1S_1$

doit être celui d'une espèce allopolyploïde segmentaire, avec une fréquence de quadrivalents faible, si toutefois on suppose que le génome de *cerasifera* est différent de ceux de *spinosa*.

Le comportement observé correspond parfaitement à ce schéma théorique ; l'hypothèse de la formation des pruniers hexaploïdes n'est donc pas infirmée.

L'observation cytologique des hybrides entre les diverses espèces paraît être un complément nécessaire. Ces études sont en cours.

Il serait souhaitable, par ailleurs, d'étudier le trihaploïde obtenu à partir d'un prunier hexaploïde, comparativement au triploïde obtenu par croisement direct entre *cerasifera* et *spinosa*. L'obtention de ce trihaploïde nous semble très problématique.

Nous pensons cependant que l'analyse du comportement des hybrides interspécifiques nous permettra de préciser les relations d'homologie chromosomique entre ces différentes espèces.

## CONCLUSION

Les acquisitions essentielles du présent travail se dégagent aisément ; cette première approche de la cytogénétique des *Prunus* a permis en effet :

La mise au point de techniques d'observation des chromosomes, applicables très certainement à d'autres espèces ligneuses, telles qu'arbres fruitiers à pépins et vigne.

La mise en évidence dans le stock chromosomique des espèces diploïdes de deux chromosomes facilement individualisables par leur taille.

La connaissance du comportement en méiose des diverses espèces de la section *Euprunus*.

La formation de bivalents essentiellement droits, chez les diploïdes aussi bien que chez les allopolyploïdes, dans les associations homogénétiques.

L'étude en cours de nombreux hybrides interspécifiques devrait permettre de préciser les relations entre ces espèces en terme d'homologies chromosomiques, mais aussi d'apprécier les possibilités d'introgression pour un éventuel programme d'amélioration ou de création de variétés.

En ce qui concerne *P. salicina*, aucune donnée n'existe, à notre connaissance, quant à ses relations génomiques avec les autres espèces ; étant donné l'intérêt que peut présenter *P. salicina* dans un programme d'hybridation, comme nous l'avons déjà souligné par ailleurs (Salesses, 1967), une place importante doit être réservée à l'étude des hybrides entre cette espèce et les autres espèces di-tétra, et hexaploïdes de la section *Euprunus*.

*Reçu pour publication en juin 1970.*

## REMERCIEMENTS

Nous adressons nos plus vifs remerciements à M. Essad pour ses conseils et ses encouragements au cours de ces études.

## SUMMARY

### CYTOLOGICAL STUDIES IN *PRUNUS*

### I. — *EUPRUNUS* SECTION SPECIES

The cytological knowledge acquired, concerning species of the *Euprunus* section is fragmentary. These studies are undertaken to obtain theoretical basis which should permit to envisage and to conduct with success, a wide range of programmes of interspecific hybridisation, with a view to create or improve fruit varieties as well as to synthesize new rootstocks.

The methods adapted and perfected as described in the present work, should permit to make observations which should lead to form these cytological basis.

In order to observe mitosis chromosomes, the technique used is based on staining with Schiff's reactive, following cold hydrolysis in HCl (5 N), and a maceration in a pectinase aqueous solution.

The main results of our observations can be resumed as follows :

a) *Mitosis.*

The studies carried out allowed us to show the existence in the diploid species (*P. cerasifera* and *P. salicina*) of two long chromosomes, with submedian centromeres (fig. 1). In the tetraploid (*P. spinosa*) and hexaploid (*P. domestica* and *P. insititia*) species, we find again four and six long chromosomes, respectively (fig. 1). The outlines of a karyogram can be proposed (fig. 2).

b) *Meiosis.*

The diploid species ($2n = 16$) studied (*P. cerasifera*, *P. ussuriensis*, *P. salicina* and *P. triflora*) have the typical behaviour of a diploid species but with a low frequency of ring bivalents (table 1 and fig. 3).

The behaviour of the tetraploid ($2n = 32$) species, *P. spinosa*, suggests that it is probably a segmentary allotetraploid species : in fact, if majority of chromosomes (94 to 98 p. 100) are noted associated in the form of bivalents, some quadrivalents (0.86 to 3.70 p. 100 of the chromosomes) are also observed (table 1, fig. 3).

The two hexaploid species studied, *P. domestica* and *P. insititia*, have majority of their chromosomes associated in the form of bivalents (96 to 99 p. 100). The presence of some quadrivalents allows these species to be grouped with the segmentary allopolyploid type as well as with the true allopolyploid (table 2, fig. 3).

These results do not invalidate the hypothesis of Crane and Lawrence concerning the amphidiploid origin of the domestic plum.

We can propose the following genomic formulae :

- *P. cerasifera* : CC
- *P. spinosa* : SS $S_1S_1$

but, only, the studies on numerous interspecific hybrids, in progress, will allow the relations of chromosomic homology, existing between the species of the *Euprunus* section, to be precised..

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Brun J., 1963. Observations sur les prunelliers de la flore d'Alsace. *Bull. Soc. Hist. nat. Colmar*, **64**, 36-48.

Crane M. B., 1949. The origin of the garden Plum. *Fruit Yearbook* n° 3, The Royal hort. Soc. London. 11-12.

Darlington C. D., 1930. Studies in *Prunus* III. *J. Genet.*, **22**, 65-93.

ESSAD S., 1962. *Étude génétique et cytogénétique des espèces* Lolium perenne *L.*, Festuca pratensis HUDS *et de leurs hybrides.* Thèse de doctorat ès Sciences, Orsay, 103 p.

ESSAD S., 1966. Recherches sur l'origine des hybrides naturels *Festuca loliacea* 2*n* et 3*n* par la morphologie et la cytogénétique comparatives. *Ann. Amélior. Plantes,* **16** (1), 5-41.

ITIKAWA O., OGURA Y., 1954. The feulgen reaction after hydrolysis at room temperature. *Stain. Technol.,* **39**, 13-15.

KOBEL F. (VON), 1927. Zytologische Untersuchungen an Prunoïdeen und Pomoideen. *Arch. Jul. Kulas-Stif-Tung.,* **3**, 1-84.

KOVALEV N. V. V., KOSTINA K. F., 1935. A contribution to the study of the genus *Prunus* (Russian). *Bull. appl. Bot. Plant. Breed. Leningrad* (rés. angl.), **8** (4), 1-75.

MATHER K., 1937. Notes on the cytology of some *Prunus* species. *Genetica,* **19** (1-3), 143-152.

MURAWSKI H., BLASSE W., 1954. Untersuchungen an autotetraploïden Formen von *Prunus cerasifera* EHRH. : I. Morphologische, pomologische und zytologische Untersuchungen. *Der Züchter,* **24** (1), 4-11.

REHDER A., 1947. *Manual of cultivated trees and shrubs.* 2nd ed, Mc Millan, New York.

RYBINE V. A., 1936. Hybrides entre *Prunus spinosa* et myrobolan et problème de l'origine des prunes cultivées. *Bull. appl. Bot. Plant. Breed. Leningrad,* **11** (10) (traduction française, 3 p.).

SALESSES G., 1967. Mise au point d'une méthode de comptage des chromosomes chez les arbres fruitiers à noyau. *Ann. Amélior. Plantes,* **17** (2), 207-210.

SALESSES G., 1967. Connaissances cytogénétiques et hybridation interspécifique dans le sous-genre *Prunophora,* section *Euprunus. Ann. Amélior. Plantes,* **17** (4), 397-408.

WEIMARCK H., 1944. Fältstudier 1943 inom släktet *Prunus. Medd. För Växtförädl. Frukträd, Balsgard,* **4**, 9 p.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (4), 485-487.

# NOTE SUR UNE NOUVELLE MARQUE FOLIAIRE CHEZ *TRIFOLIUM REPENS*

M. LENOBLE et J. PAPINEAU

*Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86 - Lusignan*
*Institut national de la Recherche agronomique*

## INTRODUCTION

Le gène déterminant la présence ou l'absence de marque foliaire chez le Trèfle blanc a sept allèles connus, W. ELLIS DAVIES (4) a proposé un symbole pour chacun de ces allèles en s'inspirant de BREWBAKER et CARNAHAN (1, 2, 3). Ces allèles diffèrent par leur moment d'action au cours de l'ontogenèse de la foliole et se reconnaissent donc phénotypiquement par la localisation des zones de décoloration. Les hétérozygotes sont reconnaissables pour les allèles donnant des marques bien séparées. L'absence de marque est récessive.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Un clone présentant un phénotype nouveau a été découvert : la décoloration du limbe est ocalisée dans la périphérie. Nous avons supposé qu'il était dû à un nouvel allèle que nous avons baptisé $V_m$ (de marginal).

Cette marque est en outre accompagnée, sur sa bordure interne, d'une plage anthocyanée.

Seul jusqu'à présent l'allèle $V_{by}$ présentait parfois une telle particularité et l'hérédité de ce caractère est mal connue.

Pour vérifier l'hypothèse que nous sommes en présence d'un nouvel allèle, nous avons croisé ce clone C avec une plante de phénotype $[V_f]$ dont la décoloration est au contraire basale. Nous avons ensuite effectué des rétrocroisements et des croisements frères × sœurs avec les plantes de première et deuxième génération de croisement.

## RÉSULTATS

Le tableau 1 donne les disjonctions observées lors de ces croisements. Elles peuvent être considérées comme conformes à l'hypothèse d'un nouvel allèle, le clone C étant hétérozygote $V_m V_l$ . $V_m$ dominerait les autres allèles en présence $V_f$ et $V_l$ : en effet, si $V_m$ n'avait pas été dominant, la foliole de l'hétérozygote $V_m V_f$ aurait dû être entièrement décolorée.

D'autre part aucune plante [$V_m$] n'apparaît dans les descendances des plantes $F_1$ de phénotypes [$V_f$] en rétrocroisement ou frère × sœur.

Les disjonctions dans les descendances en frères × sœurs de la génération suivante sont aussi en accord avec notre hypothèse.

Le phénotype [$V_m$] est très nettement reconnaissable dès le stade de la feuille unifoliée et les disjonctions à ce stade sont très proches de celles observées au stade adulte (tabl. 2).

TABLEAU I

*Disjonctions observées pour la marque foliaire dans les descendances de :*

*a*) croisement de la plante C avec la plante [$V_f$],

*b*) rétrocroisements plantes marquées × [$V_f$],

*c*) croisements frères × sœurs entre plantes $F_1$ marquées

| | | Phénotypes [$V_m$] | [$Vf$] | Disjonction théorique |
|---|---|---|---|---|
| *a* | | 50 | 48 | 1/1 |
| *b* | $BC_1$ | 20 | 22 | 1/1 |
| | $BC_2$ | 28 | 36 | |
| | $BC_3$ | 45 | 44 | |
| | Total | 93 | 102 | |
| *c* | $FS_1$ | 32 | 13 | 3/1 |
| | $FS_2$ | 85 | 25 | |
| | Total | 117 | 38 | |

TABLEAU 2

*Exemples de disjonctions observées dans la descendance de croisements entre plantes* [$V_m$] *au stade unifolié* (U) *et trifolié* (T)

| Croisement n° | | [$V_m$] | Non [$V_m$] | Total |
|---|---|---|---|---|
| 1 | U | 125 | 45 | 170 |
| | T | 137 | 46 | 183 |
| 2 | U | 121 | 37 | 158 |
| | T | 152 | 44 | 196 |
| 3 | U | 106 | 33 | 139 |
| | T | 112 | 40 | 152 |

La présence d'anthocyane associée à l'allèle $V_m$ n'obéit pas à une loi de disjonction simple. Par contre, elle est beaucoup plus fréquente lorsque l'intensité de décoloration de la marque est plus grande.

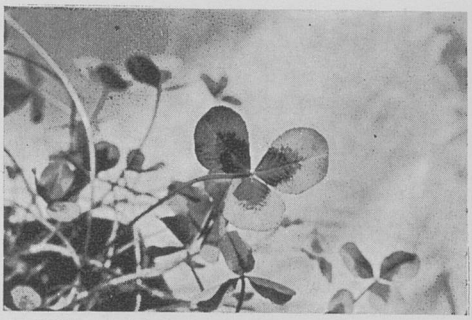


Fig. 1 : phénotype [$V_m$] du clone d'origine

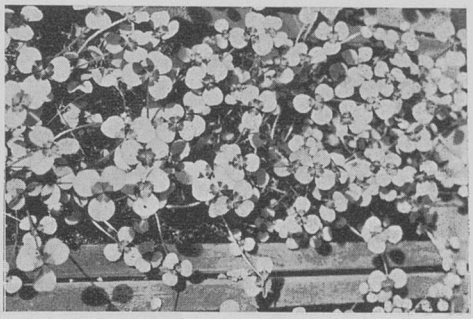


Fig. 2 : une famille homozygote pour l'allèle $V_m$

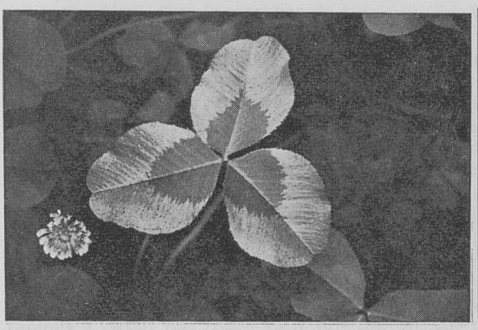


Fig. 3 : un phénotype de l'hétérozygote $V_mV_f$

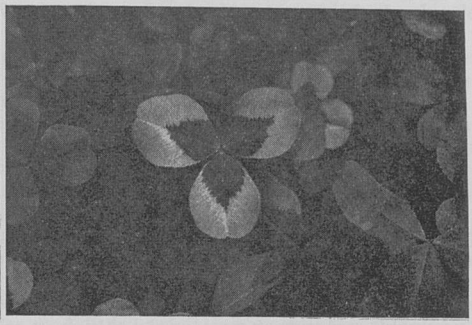


Fig. 4 : un phénotype $V_mV_m$

## CONCLUSION

La série allélique V s'enrichit donc d'un nouvel allèle $V_m$, dominant sur au moins 3 allèles anciens, et probablement sur tous. La présence de cet allèle se manifeste très tôt au stade jeune et son action est une des plus nette comparée à celle des autres allèles. Dans le cas présent, bien que la décoloration des feuilles soit intense et concerne une très grande partie des folioles, la vigueur végétative des plantes n'en semble pas particulièrement diminuée.

*Reçu pour publication en juillet 1970.*

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1 Brewbaker J. L., 1955. V leaf markings of white clover, *J. Heredity*, **46**, 115-123.

2 Brewbaker J. L., Carnahan H. L., 1956. Leaf marking alleles in white clover, uniform nomenclature. *J. Heredity*, **47**, 103-104.

3 Carnahan H. L., Hill D., Helen, Hanson A. A., Brown K. G., 1955. Inheritance and frequencies of leaf markings in white clover. *J. Heredity*, **43**, 3, 109-114.

4 Davies W. E., 1963. Leaf markings in *Trifolium repens*. In Darlington C. D., Bradshaw A. D. : *Teaching genetics in school and university*, Oliver and Boyd, Edinburgh and London, 94-98.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (4), 489-490.

# CHRONIQUE DES LIVRES

NEILSON-JONES. — PLANT CHIMERAS. — Methuen's Monographs on biological subjects, 2e Ed. 122 p. 18 fig. (14 × 21 cm.).

La monographie de W. NEILSON-JONES est une réédition 1969 d'un premier ouvrage paru en 1934, c'est dire le nombre de travaux qui devaient être réalisés sur cette période de plus de trente années.

L'auteur est cependant resté très axé sur les travaux anciens d'observation des organismes obtenus expérimentalement par la greffe (ch. 1) et dont l'interprétation restait hésitante : s'agissait-il d'hybrides de greffes (ch. 3) ou de chimères périclines stabilisées ?

Ainsi, les expériences de greffes interspécifiques de *Solanum* ont permis d'obtenir des organismes de type intermédiaire, que WINKLER interprétait comme des hybrides de greffe ; mais BAUR formula une hypothèse qui rendait mieux compte de la totalité des faits observés (ch. 2) : la structure en couches des méristènes des végétaux supérieurs maintenait la superposition péricline des tissus de chaque espèce suivant plusieurs combinaisons.

Un chapitre intéressant (ch. 4) concerne la description des méthodes de KRENKE (auteur d'un ouvrage important en russe, traduit en allemand à Berlin en 1933) pour obtenir par la greffe des pousses en chimère.

Les autres chapitres, sur les cas de chimères de greffes d'arbres (ch. 5), sur les boutures de racines à partir des tissus profonds (ch. 6), sur les modalités héréditaires de chimères chlorophylliennes de Pelargoniums (ch. 7), sont de bons résumés de faits anciens et plus récents, dont on parle parfois avec plus de détails dans d'autres ouvrages.

Le chapitre 8 traite des « cytochimères polyploïdes » spécialement étudiées par l'école de BLAKESLEE (1940 et plus tard), et des données fournies sur le fonctionnement de leur apex caulinaire par les chimères chlorophylliennes spontanées de monocotylédones (THIELKE, 1948 et plus tard). Ces questions sont traitées plus en détail ici que dans l'ouvrage de CLOWES (*Apical Meristems*, 1960).

Il est important de noter le sens restrictif donné par l'auteur à la définition de la « chimère » : le terme devrait s'appliquer aux seules pousses où une hétérogénéité génétique peut se stabiliser, grâce à la structure et au fonctionnement particulier en assises ontogénétiques. Pour l'auteur, une hétérogénéité au sein d'un organisme n'est donc pas la condition suffisante pour qu'il y ait chimère ; une condition supplémentaire est nécessaire, elle est d'ordre structural. Cela explique dans une certaine mesure que sur 134 références, 35 seulement soient postérieures à la date (1934) de la première édition, alors que les travaux sur les chimères ont été très nombreux depuis cette époque, mais sont surtout expérimentaux. C'est ainsi que la mise en évidence par rayonnement ionisant de chimères préexistantes n'est pas relevée, de même que l'induction expérimentale de l'hétérogénéité génétique, aboutissant pourtant à créer des chimères stables périclines.

Il semble qu'il s'agit d'une lacune due à la volonté de restreindre l'emploi d'un terme, qui empêche l'auteur d'exploiter des données nouvelles, importantes en génétique des plantes à multiplication végétative et en mutagenèse expérimentale.

DAGNELIE (P.). — THÉORIE ET MÉTHODES STATISTIQUES, APPLICATIONS AGRONOMIQUES, vol. 2 : LES MÉTHODES DE L'INFÉRENCE STATISTIQUE. — Les Presses agronomiques de Gembloux, Éditions J. Duculot, Gembloux, Belgique, 1970.

Après la parution récente d'un excellent premier volume consacré à la théorie nécessaire à la compréhension des méthodes d'application rationnelle de l'outil statistique, Pierre DAGNELIE nous offre maintenant un deuxième volume qui traite de ces méthodes.

L'auteur a fait un effort évident et, à mon sens, efficace pour présenter la matière sur un canevas bien pensé du point de vue de la progressivité des difficultés inhérentes à l'emploi intelligent des méthodes de la statistique moderne.

Bien entendu, il n'existe pas qu'une seule manière de bien concevoir un ouvrage comme celui-ci. On pourrait regretter que l'auteur n'ait pas fait plus systématiquement appel à la théorie des Moindres Carrés et à celle des Composantes de Variances, sur la base desquelles il aurait présenté d'abord le traitement de la régression linéaire simple. Il serait ensuite passé à la régression linéaire multiple et, enfin, sur les fondements de cette dernière, aux plans expérimentaux hiérarchisés et croisés, avec leurs différentes variantes, en développant la Méthode Abrégée de DOOLITTLE pour le calcul des Sommes de Carrés afférentes aux différents effets introduits dans le modèle linéaire additif représentant une observation dans le cadre d'un plan expérimental donné.

La notation utilisée par l'auteur est toujours très rigoureuse. De ce fait, le lecteur se doit d'être très attentif dans l'étude de cet ouvrage. A ce prix, sans aucun doute raisonnable, il a à sa disposition un ensemble (tomes I et II) de très grande qualité qui, tout en évitant avec bonheur la regrettable méthode des « Recettes de Cuisine », se met à la portée des biologistes, non spécialisés en Statistique, qui désirent faire l'effort nécessaire à la manipulation raisonnée du puissant outil que constitue la Statistique pour les expérimentateurs et les chercheurs souhaitant donner toute la sécurité probabiliste à l'interprétation de leurs données recueillies sur la base d'expériences bien conçues pour les buts qu'ils se sont fixés.

En résumé, l'ouvrage de Pierre DAGNELIE peut être considéré dans son ensemble comme excellent et doit, à ce titre, être chaudement recommandé.

HUNT (L. V.), ed. — HILL-LAND PRODUCTIVITY. PROCEEDINGS OF A SYMPOSIUM OF THE EUROPEAN GRASSLAND FEDERATION. JUNE-JULY 1968. — Aberdeen. British Grassland Society, Occasional Symposium n° 4, 1969, 210 p.

Ce symposium est la suite d'une conférence sur la production fourragère dans les régions montagneuses qui c'est tenue en Suisse en 1962.

Le problème de la faible productivité des collines scandinaves et anglaises avait été soulevé et n'entrait pas dans le cadre du colloque suisse ; c'est pourquoi, on envisagea un symposium sur la production des régions de collines. Les régions couvertes vont de la Scandinavie jusqu'à l'Europe centrale et les rendements sont vraiment très variables. Trente-sept communications composent ce symposium ; certaines sont consacrées à l'influence du milieu (climat, température, éclairement) sur la productivité des prairies, d'autres aux problèmes de la productivité herbagère des régions de collines de divers pays, d'autres enfin à la fertilisation des prairies et à leur composition botanique.

Les sujets économiques n'ont pas été abordés, de plus, aucune communication ne traite des forêts et de leurs rapports avec l'élevage ; enfin, on a plus parlé de la production ovine que de la production bovine ; ces omissions laissent penser qu'un troisième symposium pourrait avoir lieu sur le thème de l'utilisation des régions de collines. L'éditeur, dans la préface de cet ouvrage, l'annonce pour 1972 ou 1973.

TRÉMOLIÈRES (J.). — BIOLOGIE GÉNÉRALE. — Tome 2. PHYSIOLOGIE CELLULAIRE. — Paris, Dunod, 1970, 2e éd., 504 p.

Consacré à la physiologie cellulaire, le deuxième volume de cet ouvrage, présente des vues simples et synthétiques sur la biologie et l'échelon de la cellule.

Dans la première partie, l'auteur traite des organites cellulaires. Cette nouvelle édition comporte les vues récentes de LEHNINGER sur l'hydrolyse orientée de l'eau et les transferts ioniques pouvant remplacer les phosphorylations dans les mitochondries.

Dans la seconde, il aborde la croissance et la multiplication cellulaire. L'étude de la croissance part d'une présentation de la cellule comme système thermodynamique ouvert, ce qui permet de définir un pool et une vitesse de renouvellement.

La troisième partie est consacrée à la croissance des colonies cellulaires, des bactéries notamment, opposée à la croissance des cellules dans un tissu, ce qui conduit à analyser le concept de différenciation et de programmation du génome.

Enfin, l'auteur étudie la dégradation cellulaire : sénescence, différenciation cancéreuse, nécrose, dégénérescences diverses et les facteurs de ces détériorations, cela dans les derniers chapitres.

Cette deuxième édition a été assez profondément remaniée, surtout pour les éléments de génétique indispensables et les données récentes sur la différenciation cellulaire et la programmation du génome.

Ainsi ces bases de physiologie cellulaire, nécessaires pour aborder, armés des connaissances actuelles, la plupart des problèmes de biologie appliquée, seront-elles très utiles aux non-spécialistes : étudiants et chercheurs en médecine, agronomie, industrie alimentaire, etc.

*Ann. Amélior. Plantes*, 1970, **20** (4), 491-493.

# TABLE DES MATIÈRES DE L'ANNÉE 1970

C. BRIAN. — Étude des effets de deux ralentisseurs de croissance, $B_9$ et CCC, sur la croissance et la fructification de poiriers *Williams* ..... 319

A. CORNU. — Sur l'obtention de mutations somatiques après traitements de graines de pétunias ..... 189

J. COURANJOU. — Recherches sur les causes génétiques et les mécanismes de l'alternance du prunier domestique (*Prunus domestica* L.). I. — Mise en évidence de deux caractères de productivité comme facteurs d'alternance. Incidence d'un élément du milieu sur l'expression de l'alternance et sa modification ..... 297

J.-P. DOAZAN, V. CUELLAR. — Modification artificielle de l'expression du sexe dans le genre *Vitis* ..... 79

G. DOUSSINAULT. — Problèmes posés par l'amélioration de la résistance du Blé tendre vis-à-vis du piétin-verse, *Cercosporella herpotrichoïdes* FRON ... 433

H. DULIEU. — Les mutations somatiques induites et l'ontogénie de la pousse feuillée ..... 27

J. DUQUESNE. — Étude de la compatibilité de greffe de quelques cultivars de *Prunus armeniaca* (KOEHNE) sur divers types de *Prunus*. II. — Compatibilité des cultivars *Canino* et *Rouge du Roussillon* sur divers clones de *Prunus domestica* ..... 453

A. GALLAIS. — Évolution de la vigueur des variétés synthétiques diploïdes au cours des générations de multiplication. II. — Avec déviations par rapport à la panmixie ..... 5

P. GRIGNAC. — Amélioration de la qualité des variétés de blé dur ..... 159

P. GUY. — Structure génotypique d'un hybride autotétraploïde multiplié en panmixie. I. — Expression théorique des principaux paramètres et de la structure génotypique d'une plante et d'une population hybride ..... 263

P. JACQUARD. — Comparaison du rythme saisonnier de croissance de deux graminées pérennes : *Festuca arundinacea* SCHREB. (cv. *S. 170*) et *Phleum pratense* L. cv. *Mélusine*) ..... 45

P. JACQUARD, J. CAPUTA. — Comparaison de trois modèles d'analyse des relations sociales entre espèces végétales ..... 115

P. LECLERCQ, Yvonne CAUDERON, Madeleine DAUGE. — Sélection pour la résistance au mildiou du Tournesol à partir d'hybrides Topinambour × Tournesol ..... 363

D. MAIZONNIER, J. PICARD. — Le manque de fertilité chez le Trèfle violet autotétraploïde (*Trifolium pratense* L.). II. — Étude de quelques aspects de l'aneuploïdie ..... 407

D. MAIZONNIER, J. PICARD, J. BERTHAUT. — Le manque de fertilité chez le Trèfle violet autotétraploïde (*Trifolium pratense* L.). III. — Étude comparée de la fertilité des euploïdes et des aneuploïdes ..... 421

J. NGUYEN VAN. — Étude d'un caractère d'agressivité chez les graminées ; la précocité de montaison ..... 345

J. Picard, D. Maizonnier, J. Berthault. — Le manque de fertilité chez le Trèfle violet autotétraploïde (*Trifolium pratense* L.). I. — Étude de quelques aspects héréditaires ..... 391

R. Pochard. — Description des trisomiques du piment (*Capsicum annuum* L.) obtenus dans la descendance d'une plante haploïde ..... 233

M. Pollacsek. — Modification chez le Maïs de l'expression du gène opaque-2 par un gène suppresseur dominant ..... 337

G. Salesses, C. Juste. — Recherches sur l'asphyxie radiculaire des arbres fruitiers à noyau, I. — Rôle éventuel de certaines substances présentes dans les racines de pêcher, *P. persica* ..... 87

G. Salesses. — Sur le phénomène de cytomixie chez des hybrides triploïdes de Prunier. Conséquences génétiques possibles..... 383

G. Salesses. — Études cytologiques chez les *Prunus*. I. — Espèces de la section *Euprunus* ..... 469

B. Schweisguth. — Etudes préliminaires à l'amélioration du poireau, *A. porrum* L. Proposition d'une méthode d'amélioration ..... 215

*Note.*

M. Lenoble, J. Papineau. — Note sur une nouvelle marque foliaire chez *Trifolium repens* ..... 485

*Note technique.*

R. Dumas de Vaulx. — Mise au point d'une méthode de dénombrement des chromosmes chez le Melon (*Cucumis melo* L.) ..... 375

*Chronique des livres* ..... 105, 489

## CONTENTS

C. Brian. — Effects of two growth retardants, $B_9$ and CCC, on growth and fruiting of *Bartlett* pear trees ..... 319

A. Cornu. — Obtaining somatic mutations in petunias after seed treatment .. 189

J. Couranjou. — Investigations on genetical causes and mechanisms of biennial bearing in *domestica* plums. I. — Evidence on two characters of productivity as factors of biennial bearing habit. Incidence of an environmental factor on the expression and modification of biennal bearing habit ..... 297

J.-P. Doazan, V. Cuellar. — Artifical modification of sex expression in genus *Vitis* ..... 79

G. Doussinault. — Problems arising from improvement for the resistance of soft wheat to foot-rot disease ..... 433

H. Dulieu. — Induced somatic mutations and ontogeny ..... 27

J. Duquesne. — Research on the grafting compatibility of several *Prunus armeniaca* (koehne) cultivars on different types of *Prunus*. II. — Compatibility of *Canino* and *Rouge du Roussillon* cultivars on different *Prunus domestica* clones ..... 453

A. Gallais. — Vigour of synthetic diploid varieties in advanced generations. II. — Deviations from panmixia..... 5

P. Grignac. — Improvement in the quality of durum wheat varieties ..... 159

P. Guy. — The genotypical structure of a panmixically multiplied autotetraploid hybrid. I. — Theoretical manifestation of the principal parameters and genotypical structures of an hybrid plant and population ..... 263

P. Jacquard. — Comparison of the seasonal rhythm of growth rates of two perennial grasses : *Festuca arundinacea* schreb. (cv. *S. 170*) and *Phleum pratense* L. (cv. *Mélusine*) ..... 45

P. Jacquard, J. Caputa. — Comparison of three models of analysis of the social relations between plant species..... 115

P. Leclercq, Yvonne Cauderon, Madeleine Dauge. — Selection for resistance to Sunflower mildew by means of Jerusalem Artichoke × Sunflower hybrids..... 363

D. Maizonnier, J. Picard. — Fertility problems in autotetraploid red clover. II. — Some aspects of aneuploidy ..... 407

D. Maizonnier, J. Picard, J. Berthaut. — Fertility problems in autotetraploid red clover. III. — Comparative study of fertility in euploid and aneuploid plants ..... 421

J. Nguyen Van. — Heading precocity as specific agressivity character ..... 345

J. Picard, D. Maizonnier, J. Berthaut. — Fertility problems in autotetraploid red clover. I. — Study of some hereditary aspects ..... 389

E. Pochard. — Description of trisomic individuals of *Capsicum annuum* L. obtained in the progeny of a haploid plant ..... 233

M. Pollacsek. — Effect of a dominant suppressor gene on the expression of opaque-2 gene in Maize ..... 337

G. Salesses, C. Juste. — Research on radicular asphyxia of stone-fruit trees. I. — Possible involvement of certain substances present in peach tree roots (*P. persica*) ..... 87

G. Salesses. — Cytomictic phenomenon in the triploid hybrid of *Prunus*. Consequent genetic possibilities ..... 383

G. Salesses. — Cytological studies in *Prunus*. I. — *Euprunus* section species . 469

B. Schweisguth. — Preliminary studies for the improvement of leek, *Allium porrum* L. Proposal for a breeding method ..... 215

*Note.*

M. Lenoble, J. Papineau. — About a new mark in white clover ..... 485

*Technical note.*

R. Dumas de Vaulx. — Elaboration of a counting method for chromosomes of muskmelon (*Cucumis melo* L.)..... 375

*Book reviews* ..... 105, 489

# RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 27, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

*Au début de chaque mémoire*, on indiquera : — *le titre du mémoire* : il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

*Les mémoires* seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé* suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion* ; f) *résumé* destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons...; h) *références bibliographiques*.

*Les travaux originaux en anglais* doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très *complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

*Pour les autres documents* (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

*Les références bibliographiques* doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

*Pour les articles :* le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

*Pour les ouvrages :* le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

*Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies*, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée et porter les numéros des figures.

*Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils* seront envoyés *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 05, *soit* × 0,25.

Il est rappelé, que le format utile des *Annales* est : 12,5 × 19,5 cm ; ces dimensions ne doivent pas êtredépassées.

*Photographies :* Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

*Correction des épreuves :* les auteurs recevront une épreuve à corriger.

*Envoi du manuscrit :* M. Mayer. Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles, France. On demande deux exemplaires.

*Le Directeur de la publication:* M.-L. CAGNAC

---

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 11-1970.

---

*Dépôt légal: 4e trimestre 1970. N° d'impression : 1387.*